

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME X. — Nos 1, 2 et 3.



PARIS
MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1909

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en Novembre 1909

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.	(Rare).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843). Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853). Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863). Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873). Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885). Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894). Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
HUITIÈME SÉRIE (1895 à 1904). Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
NEUVIÈME SÉRIE (1905-1906-1907-1908). Chaque année.	30 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. HÉBERT et A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume	15 fr.
22 volumes	330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. BOULE.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger	30 fr.
--	--------

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Droits de traduction et de reproduction réservés.

RECHERCHES
SUR LA
RESPIRATION DES ORGANES VÉGÉTATIFS
DES PLANTES VASCULAIRES

Par G. NICOLAS

INTRODUCTION

« Il n'y a pas un seul phénomène physiologique qui indique aussi précisément l'activité vitale des plantes que la respiration ; ce phénomène est intimement lié à la plupart des réactions qui s'effectuent dans les plantes. » Cette phrase de Palladine explique facilement les nombreux travaux que l'étude de cette fonction a suscités. Les recherches de la plupart des auteurs, qui se sont occupés de cette question, ont porté sur la respiration des feuilles, des racines, des fleurs, des fruits, des graines en germination ; aucun physiologiste ne s'est attaché à comparer la respiration de certains de ces organes entre eux. Il était cependant logique de penser qu'à une morphologie très différente correspondait peut-être une physiologie respiratoire spéciale. Le limbe de la feuille, en particulier, caractérisé par une large surface, des stomates nombreux, et des chloroleucites abondants, siège de toutes les réactions chimiques qui ont pour résultat l'entretien de la vitalité de la cellule, en un mot laboratoire vivant où s'effectuent principalement des réactions qui exigeraient *in vitro* des dépenses d'énergie considérables, le limbe, où la sève brute, puisée dans le sol par les racines, se transforme en sève élaborée sous l'influence des diverses fonctions, devait particulièrement attirer l'attention. Il m'a

donc paru intéressant de comparer, au point de vue respiratoire, les organes végétatifs des plantes vasculaires (limbe foliaire ou organes le remplaçant physiologiquement, pétiole, tige, racine).

Ce travail comprendra cinq chapitres ; le premier est réservé à l'exposé des différentes recherches sur la fonction respiratoire en général, et des théories émises pour l'explication du mécanisme intime de ce phénomène si complexe ; le deuxième comprend la description des procédés expérimentaux et l'examen critique des erreurs d'expériences ; je décrirai, dans les troisième et quatrième chapitres, les expériences relatives à la respiration normale et à la respiration intramoléculaire, en résumant, à la fin de chacun d'eux, les principaux résultats obtenus ; enfin le dernier chapitre est destiné aux recherches sur l'influence de l'aération des tissus. Je terminerai par quelques considérations générales sur la fonction respiratoire des organes végétatifs et particulièrement du limbe foliaire.

Cette étude m'a été inspirée par M. Maige, professeur à l'École supérieure des Sciences d'Alger ; je suis heureux de lui adresser ici l'expression de ma sympathie et de ma vive reconnaissance pour les facilités de travail qu'il m'a procurées, les précieux conseils et les encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer. Que M. Gaston Bonnier me permette de lui exprimer ma gratitude pour l'hospitalité généreuse qu'il m'a offerte au Laboratoire de Biologie Végétale de Fontainebleau, et pour l'intérêt qu'il a bien voulu porter à mes recherches.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

Les recherches entreprises sur la respiration des végétaux sont beaucoup trop nombreuses pour pouvoir être passées en revue ici ; aucune ne se rapportant directement au sujet que j'ai choisi, je ne m'occuperai que des travaux de nature à éclairer le phénomène général de la respiration, sans m'astreindre à suivre rigoureusement l'ordre chronologique.

L'histoire de la respiration peut se diviser en trois périodes. La première, pendant laquelle on s'attache à montrer l'existence de cette fonction, remonte au XVII^e siècle. En 1686, MALPIGHI (1) constate déjà que la germination ne s'effectue pas en l'absence de l'air ; mais ce n'est qu'en 1777 que SCHEELE observe, pendant la germination des graines, une consommation d'oxygène et un dégagement d'acide carbonique. INGENHOUSZ, qui a étudié la respiration en même temps que l'assimilation du carbone, s'exprime ainsi : « les plantes exhalent un air nuisible pendant la nuit et dans les lieux obscurs pendant le jour, elles corrompent l'air commun dont elles sont entourées, mais le mauvais effet est plus que contrebalancé par leur influence salutaire pendant le jour », et encore : « les feuilles des plantes exposées dans l'obscurité expirent constamment un gaz méphitique nuisible à la respiration des animaux ». Cette découverte capitale ne fut pas acceptée à cette époque sans contestation et provoqua tout particulièrement les protestations d'un docteur suisse, SENEBIER. « C'est par défaut d'attention, dit-il, qu'on a pu calomnier la nature et les plantes en leur attribuant la dangereuse propriété de répandre pendant la nuit un air propre à diminuer la pureté de l'atmosphère par ses qualités nuisibles. » SENEBIER attribuait l'air expiré par les feuilles pendant la nuit à un commencement d'altération.

HUBER signale un peu plus tard le dégagement d'acide carbo-

(1) Voir l'index bibliographique à la fin de l'ouvrage.

nique par les graines en germination. Mais c'est surtout DE SAUSSURE qui a publié les premiers travaux importants sur la respiration et compris le rôle essentiel de ce phénomène dans la nutrition des végétaux. Cet auteur a observé l'absorption d'oxygène et le dégagement correspondant d'acide carbonique avec des branches ou des feuilles maintenues à l'obscurité, des graines en germination, des fleurs, des fruits, des racines, des Champignons. Dans certains cas, par exemple dans les germinations de Blé, le volume de l'oxygène consommé est égal au volume du gaz carbonique dégagé, autrement dit, le quotient respiratoire est égal à l'unité; d'autres fois il est inférieur à l'unité. Le phénomène désigné dans la suite sous les noms de fermentation propre, de résistance à l'asphyxie et de respiration intramoléculaire, déjà constaté par ROLLO, l'a été aussi par DE SAUSSURE. Ses expériences sur des graines entassées dans un milieu dépourvu d'oxygène, et sur des végétaux verts dans une atmosphère d'azote, à l'obscurité, ont montré qu'il y avait formation d'acide carbonique. Cet éminent physiologiste a parfaitement établi la distinction entre la respiration normale et la fermentation propre en disant : « qu'il n'y a aucune analogie entre une graine qui germe sous l'influence du gaz oxygène et une graine qui se décompose dans un lieu qui en est totalement privé ».

MEYEN a généralisé le phénomène respiratoire pour toutes les parties des plantes. LORY a observé que des Orobanchées, soit à la lumière, soit à l'obscurité, absorbent l'oxygène et dégagent à sa place de l'acide carbonique, et que, dans une atmosphère d'hydrogène pur, elles produisent une forte proportion de CO^2 et un peu d'azote; le dégagement de ces gaz ne correspondrait pas directement à l'absorption de l'oxygène, mais ils ne seraient que les produits définitifs des réactions qui s'accomplissent dans les tissus.

L'existence du phénomène respiratoire était dès lors bien établie, malgré l'opinion contraire de LIEBIG; à l'obscurité, les végétaux, en présence de l'air, absorbent de l'oxygène et dégagent de l'acide carbonique (1), processus vital correspon-

(1) La production d'hydrogène, pendant la respiration des Champignons, dans l'air ou dans l'eau, signalée par de Humboldt et de Candolle, n'a pas été

dant à la respiration animale ; dans une atmosphère dépourvue d'oxygène, ils continuent à vivre pendant quelque temps aux dépens de leurs propres tissus. Quant aux plantes vertes, exposées à la lumière, elles manifestent des échanges gazeux inverses des précédents, c'est-à-dire qu'elles absorbent de l'acide carbonique et dégagent de l'oxygène, fonction importante désignée dans la suite sous le nom d'assimilation chlorophyllienne. La plupart des auteurs n'ont pas su distinguer chez ces plantes la respiration proprement dite, l'inspiration comme ils l'appelaient, de l'assimilation chlorophyllienne, l'expiration, et il faut arriver à DUTROCHET, à MOHL et surtout à GARREAU pour avoir une idée exacte de la relation qui existe entre le dégagement et l'assimilation de l'acide carbonique.

L'histoire de la respiration entre alors dans une nouvelle période, pendant laquelle les physiologistes vont se préoccuper surtout de pénétrer le mécanisme intime de cette fonction et en même temps la généraliseront pour tous les végétaux.

Les travaux classiques de GARREAU ont permis de distinguer formellement les deux phénomènes réunis sous le nom de respiration (diurne et nocturne) et de considérer la respiration animale ou végétale comme une propriété du protoplasme vivant, qu'il soit à la lumière ou à l'obscurité. Le phénomène chlorophyllien, essentiellement réducteur, localisé dans les parties vertes des végétaux et ne se produisant que sous l'influence de la lumière, a été ainsi séparé de l'autre échange gazeux, comburant, la respiration. Garreau a confirmé les observations de de Saussure, de GRISCHOW sur les quantités d'acide carbonique et d'oxygène mises en jeu pendant la respiration, et a observé, sur des feuilles ou des rameaux feuillés, que la quantité de gaz carbonique expiré était beaucoup moins grande que celle de l'oxygène inspiré. Cet auteur considère l'acte respiratoire, chez les plantes comme chez les animaux, comme une combustion, qui a « pour résultat final et appréciable de déplacer leur carbone en élevant leur température (1) ». La cause pre-

observée par Marcet, en présence de l'air ; cet auteur attribue ce dégagement pour les Champignons immergés, à une décomposition accidentelle des tissus, à l'abri de l'oxygène (provoquée par le *Bacillus Amylobacter*).

(1) Dutrochet a déjà montré que toutes les parties des végétaux possèdent une chaleur propre supérieure à celle du milieu ambiant.

mière de la respiration doit être recherchée « dans le fluide vital, dans cette gangue de toute organisation, comme l'appelle M. de Mirbel, dans cette substance la plus parfaite de toutes celles qui composent les plantes », dans la matière azotée vivante, en un mot dans le protoplasme. La quantité de gaz carbonique dégagé serait d'autant plus grande que les plantes sont plus riches en matières protéiques vivantes et qu'elles présentent une surface plus étendue relativement à leur masse. La respiration serait, d'après Garreau, un acte essentiellement chimico-vital, qui cesse avec la vie.

CORENWINDER a confirmé par de nombreuses expériences les résultats de Garreau, et admet que toutes les feuilles jouissent de la propriété d'exhaler CO_2 pendant la nuit et à l'obscurité artificielle pendant le jour. Cet auteur a démontré aussi que les racines ont besoin, pour vivre, d'oxygène, et qu'au lieu d'absorber, comme on le croyait, l'acide carbonique du sol à l'état de gaz, elles dégagent ce gaz, surtout lorsqu'elles sont séparées de la tige et des feuilles.

BOUSSINGAULT (1) établit une analogie presque complète entre une plante, possédant une tige, des feuilles et des racines, placée à l'obscurité, et un animal pendant toute la durée de son existence. Voici à peu près comment il s'exprime : en respirant, l'animal, même le plus simple, émet de la chaleur, de l'eau, de l'acide carbonique ; la combustion respiratoire transforme une partie de l'albumine consommée en un produit azoté cristallin, l'urée, qui se trouve dans les excréments. Dans le cas d'une plante vivant à l'obscurité, une semblable modification de l'albumine ne saurait être aussi manifeste, par la raison que les végétaux sont dépourvus d'organes excréteurs, mais, dans le suc cellulaire, on trouve un principe cristallin, l'asparagine, qui est une amide comme l'urée, et qui se transforme en aspartate d'ammoniaque, comme l'urée se transforme en carbonate d'ammoniaque. On trouve l'asparagine tant que domine la force éliminatrice, mais, dès que la force réductrice vient

(1) En s'aidant de l'analyse chimique, Boussingault a trouvé que dans certains cas, le quotient respiratoire $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ est égal à l'unité ; d'après Oudemans et Rauwenhoff, il est < 1 .

à dominer par l'abondance des feuilles, l'asparagine disparaît.

Comme on le voit, les physiologistes ne se contentent plus d'observer les échanges gazeux respiratoires, ils cherchent à expliquer les différentes réactions qui s'effectuent dans la cellule et qui unissent l'entrée de l'oxygène à la sortie de l'acide carbonique. Ainsi, d'après DEHÉRAIN et MOISSAN, « la quantité d'oxygène absorbé par les feuilles surpasse la quantité d'acide carbonique produite; la différence est surtout sensible aux basses températures, qui paraissent favoriser dans les plantes la formation de produits incomplètement oxydés, tels que les acides végétaux ». Ces deux auteurs considèrent la feuille comme le « laboratoire de la plante », où s'élaborent les principes immédiats, qui, après diverses métamorphoses, servent à la formation des organes nouveaux; ces métamorphoses exigent une certaine quantité de chaleur, qui est fournie par l'oxydation respiratoire. Le rôle respiratoire des acides organiques, déjà entrevu par de Saussure avec des fruits, est nettement indiqué ici; ces substances mieux connues dans la suite, tant au point de vue de leur répartition que de leur formation et de leur destruction intracellulaires, devaient être considérées comme exerçant sur la respiration une influence prépondérante.

La respiration des racines, peu étudiée jusqu'alors, a fait l'objet des recherches de DEHÉRAIN et VESQUE (1), qui admettent que ces organes, encore fixés à la plante, fonctionnent comme les autres parties des végétaux, absorbent de l'oxygène et dégagent de l'acide carbonique en quantité moindre. Ces auteurs ont montré que l'oxygène est nécessaire aux racines et qu'il ne suffit pas, pour que la plante puisse vivre, que sa partie aérienne plonge dans une atmosphère oxygénée, il faut encore que le gaz comburant soit directement en contact avec les organes souterrains.

CORENWINDER, en étudiant les fonctions physiologiques des feuilles aux diverses périodes de leur développement, a constaté que la respiration, mesurée par le dégagement de CO_2 , est très prononcée, pendant le jour, au moment

(1) Ces deux auteurs ont montré que le dégagement d'azote qui accompagne la respiration, déjà signalé par quelques auteurs, n'est qu'apparent, et dû simplement à la diminution de l'oxygène dans l'atmosphère confinée, ce qu'il est permis de vérifier à l'aide du manomètre.

de l'éclosion des bourgeons, mais qu'elle s'affaiblit rapidement à partir de cette époque. Les substances azotées, analysées par l'auteur, abondantes dans les feuilles naissantes, diminuent en quantité à mesure que celles-ci se développent ; il y aurait donc, dans les feuilles, une relation entre le phénomène respiratoire et la prédominance des matières azotées.

BORODINE, ayant observé que le dégagement d'acide carbonique par des rameaux feuillés va en s'affaiblissant à l'obscurité et reprend sa valeur primitive après une insolation même de courte durée, admet que l'intensité respiratoire est réglée par la quantité de matières non azotées contenues dans les cellules, à l'exclusion de la cellulose ; l'oxygène agirait sur le protoplasme, tandis que les substances hydrocarbonées, l'amidon en particulier, serviraient à régénérer le protoplasme qui se décompose sans cesse, ce qui pourrait expliquer le rapport entre la présence d'une grande quantité d'amidon et l'énergie de la respiration.

MOISSAN, qui a étendu à divers organes (bourgeons, rameaux, pétales) les expériences qu'il avait entreprises sur les feuilles en collaboration avec Dehérain, considère la respiration comme un phénomène essentiel, qui « fournit à la plante l'énergie dont elle a besoin pour effectuer les métamorphoses nécessaires à la formation de principes immédiats (acides végétaux, sucre de canne, amidon, cellulose, corps gras pauvres en oxygène, résines, huiles essentielles) ».

BONNIER et MANGIN ont montré, par l'emploi des deux méthodes de l'atmosphère confinée et du renouvellement d'air continu, que tous les tissus (1) végétaux (champignons, graines en germination, rhizomes, racines, plantes étiolées, certaines fleurs, feuilles) respirent, et établi d'une façon définitive que la respiration consiste simplement dans l'absorption d'oxygène et le dégagement d'acide carbonique, sans que ni l'azote ni l'hydrogène interviennent. Le quotient respiratoire, indépendant de la pression partielle des gaz, de la température, de l'éclairement, serait généralement inférieur à l'unité ; le résultat de la respiration serait donc, pour la plante, une assimilation d'oxy-

(1) Van Tieghem et Bonnier avaient observé l'absorption d'oxygène et le dégagement de CO_2 par les organes à l'état de vie ralentie, tels que des tubercules et des bulbes.

gène. A un moment donné du développement du végétal, $\frac{CO^2}{O}$, indépendant des conditions extérieures, est réglé par la fixité des réactions chimiques qui s'accomplissent dans la matière vivante. Les auteurs définissent la fonction respiratoire, « l'échange de gaz, absorption d'oxygène et émission corrélative d'acide carbonique, qui se produit entre l'être vivant et le milieu extérieur ; fonction définie par le lien invariable qui unit l'entrée d'un gaz à la sortie de l'autre, quelles que soient les réactions intermédiaires ».

La méthode de l'atmosphère confinée, d'un emploi courant en physiologie, est vivement critiquée par DEHÉRAIN et MAQUENNE (1), qui ont utilisé la méthode du vide et reprochent à la première de ne pas tenir compte des gaz, particulièrement de l'acide carbonique, retenus dans le suc cellulaire.

On a vu précédemment le rôle assigné aux acides organiques dans la respiration. KRAUS a déterminé l'acidité du suc cellulaire dans les différents organes des végétaux, et observé que, dans les plantes ligneuses et herbacées ordinaires, les feuilles sont les parties les plus acides, les racines les moins acides, exception faite pour les Crassulacées. Kraus a montré que la périodicité diurne de l'acidité, connue depuis assez longtemps chez les Crassulacées, est un phénomène général, qui s'applique à tous les végétaux ; elle consiste dans l'augmentation de l'acidité pendant la nuit et dans sa diminution pendant le jour. Conséquemment il n'admet pas, et en ceci il est d'accord avec DE VRIES, que la formation des acides dépend directement de l'assimilation chlorophyllienne ; mais, étant donnée la distribution de ces acides, qui s'accumulent surtout dans les tissus riches en protoplasme, il les considère comme des produits accessoires de la respiration ; leur destruction, au contraire, est soumise à l'influence de la lumière. Quant aux matières qui leur donnent naissance, ce seraient peut-être les sucres réducteurs, dont la quantité dans les cellules varie en sens inverse de l'acidité.

(1) Ces auteurs sont d'accord avec Bonnier et Mangin sur l'indépendance de $\frac{CO^2}{O}$ vis-à-vis des conditions extérieures, à l'exception toutefois de la température.

WARBURG explique les nombreux cas où le quotient respiratoire est inférieur à l'unité par l'augmentation de l'acidité. L'acidification, ou plutôt la formation des acides, qui n'est autre chose, chez les plantes grasses, que le résultat de l'oxydation incomplète des hydrates de carbone, ferait partie de la respiration; quant à la désacidification ou destruction des acides, qui s'effectue sous l'influence de la lumière, de la chaleur, ou encore, comme le montre Purjewicz, à la suite d'un séjour prolongé à l'obscurité, elle a pour effet d'augmenter $\frac{CO^2}{O}$, qui peut devenir alors > 1 .

Des acides tout formés, fournis aux plantes, se détruisent, augmentent l'émission du gaz carbonique et élèvent le quotient respiratoire; c'est ce qu'a constaté MANGIN. En injectant de l'acide malique à certaines feuilles, Mangin a obtenu des rapports $\frac{CO^2}{O}$ bien supérieurs à l'unité, égaux par exemple à 1,22 et à 1,97.

De même PURJEWICZ a observé que des plantules étiolées de Blé, placées, les unes sur de l'eau, les autres sur une solution de malate de chaux à 2 p. 100, pendant quatre jours à l'obscurité, présentaient des quotients respiratoires respectivement égaux à 0,73 et à 1,07. Si l'on admet que les acides se forment par l'oxydation incomplète des hydrates de carbone, il est naturel de penser qu'en fournissant aux cellules des substances hydrocarbonées, on augmentera leur acidité et par suite on diminuera $\frac{CO^2}{O}$. Cette hypothèse a été vérifiée aussi par Purjewicz sur des plantules de Haricots étiolées; celles-ci, coupées et exposées pendant trois jours à l'obscurité, les unes sur de l'eau pure, les autres sur une solution de glucose à 3 p. 100, ont donné des quotients respiratoires respectivement égaux à 0,72 et à 0,40. Dans ces dernières expériences, le glucose fourni aux plantules a dû servir exclusivement à la formation d'acides car on sait depuis assez longtemps, et nous l'avons, Maige et moi, récemment vérifié pour différents sucres, que les matières sucrées augmentent le quotient respiratoire. D'autres expériences

du même auteur ont montré que $\frac{CO^2}{O}$ est minimum à la température à laquelle la formation des acides arrive au maximum.

Ces résultats devaient être confirmés un peu plus tard par les recherches de GERBER sur la maturation des fruits charnus. Gerber a observé que, contrairement à l'opinion d'AUBERT (1) et à ce qui se passe dans les plantes ordinaires, « les fruits charnus sucrés dégagent à certaines phases de leur développement un volume de gaz carbonique supérieur au volume d'oxygène qu'ils absorbent dans le même temps, et présentent par suite un quotient respiratoire supérieur à l'unité ».

Il se dégage nettement de ces différentes expériences que les acides organiques doivent jouer un certain rôle dans la respiration, et que leur formation ou leur destruction influent sur le quotient respiratoire.

Reprenant l'idée de Garreau, qui considérait la respiration comme une fonction du protoplasme, PALLADINE la développe et compare la cellule vivante à une usine : les machines y seraient représentées par le protoplasme, tandis que les hydrates de carbone constitueraient le combustible, le charbon. La quantité de travail produite par la machine dépend naturellement de la force de cette machine, à condition, bien entendu, qu'elle soit alimentée par des quantités suffisantes de charbon, autrement dit, la respiration serait sous la dépendance de la quantité des substances protéiques si celles-ci ont à leur disposition suffisamment de matières hydrocarbonées. Dans cette hypothèse, l'oxygène se fixerait non pas sur ces dernières, mais sur les substances albuminoïdes, qui donneraient, par leur décomposition, de l'asparagine et de l'eau, en même temps qu'il se constituerait de la membrane cellulaire ; l'albumine serait régénérée par l'asparagine et les hydrates de carbone, avec formation, dans les organes en voie d'accroissement, de produits accessoires, tels que les acides organiques.

Cette théorie, séduisante il est vrai, eut le sort de beaucoup d'hypothèses, elle ne fit que passer, car à la suite de la décou-

(1) Aubert, dans son étude sur la respiration des plantes grasses, n'admet pas que le quotient respiratoire puisse être >1 .

verte des diastases respiratoires, son auteur lui-même devait l'abandonner pour s'engager dans la voie nouvelle.

La présence, chez les végétaux, de corps très oxydables, et leur rôle respiratoire, qui devaient bientôt être mis en évidence, avaient d'ailleurs été soupçonnés depuis quelque temps par REINKE, qui considérait la respiration comme une oxydation indépendante du corps vivant de la cellule, et non pas, ainsi qu'on le croyait généralement, comme une fonction de l'organisme vivant indispensable à l'entretien de la vitalité.

Bien avant Reinke, TRAUBE (1) semblait admettre chez les animaux, et particulièrement dans les muscles, sans avoir fait, il est vrai, d'expériences bien concluantes, la présence de ferments, qu'il appelle « oxydations fermentes », corps capables de s'emparer de l'oxygène atmosphérique pour le transmettre aux substances fermentescibles en présence desquelles ils se trouvent ; ainsi réduits, ils peuvent de nouveau prendre de l'oxygène, le céder et par suite oxyder une quantité indéfinie de matières fermentescibles.

Si, dans ce qui précède, je n'ai parlé que de la respiration normale, c'est pour rendre l'exposé plus clair ; il ne faudrait cependant pas croire que, pendant cette période, la respiration intramoléculaire n'a pas été étudiée. Les recherches entreprises sur cette question sont assez nombreuses et ont pour but surtout de généraliser le phénomène ; quelques-unes même, relatives à la mesure du rapport $\frac{I}{N}$, indiquent déjà que leurs auteurs se préoccupent de la comparaison entre les deux respirations, normale et intramoléculaire. Je vais les passer rapidement en revue.

Avant 1850, c'est-à-dire pendant la première période de l'histoire de la respiration, de rares auteurs avaient constaté le dégagement d'acide carbonique par des plantes placées dans une atmosphère dépourvue d'oxygène. Il faut même arriver dans la deuxième période jusqu'en 1872 pour trouver de nouvelles recherches sur cette question. A cette époque, LECHARTIER et BELLAMY observent, en exposant pendant plusieurs mois

(1) Traube cherche déjà à expliquer le dédoublement du sucre en alcool et en acide carbonique par l'intervention d'une diastase sécrétée par la levure.

des fruits (pommes et poires) dans un ballon privé d'oxygène, « la destruction du sucre, la production de CO^2 et d'alcool », phénomène analogue à la fermentation alcoolique, mais qui s'effectue sans l'intervention du ferment alcoolique, dont la présence à l'intérieur des cellules n'est pas indiquée par l'examen microscopique.

BÖHM constate la formation immédiate d'acide carbonique par des plantes terrestres fraîches, dans une atmosphère d'hydrogène, et considère ce phénomène comme une fonction de la vie cellulaire du végétal, qui continue à se procurer, « par combustion intérieure », les forces nécessaires à l'exercice de ses fonctions.

MÜNTZ (1) montre que des Champignons, soustraits à l'action de l'oxygène, dégagent de l'acide carbonique et produisent de l'alcool, résultat d'une fermentation alcoolique des sucres contenus dans les tissus, mais qui se fait sans l'intervention d'êtres organisés.

En maintenant pendant assez longtemps des graines en germination dans un air confiné, DEHÉRAIN et LANDRIN (2) remarquent la disparition de l'oxygène dans l'atmosphère, et la continuation du dégagement de CO^2 . La production d'acide carbonique par des feuilles séjournant dans une atmosphère dépourvue d'oxygène, observée par DEHÉRAIN et MOISSAN, est le résultat « d'une sorte de combustion interne, analogue à celle que la levure de bière provoque dans le glucose qui se réduit en acide carbonique et en alcool ». La résistance à l'asphyxie, comme on l'appelait alors, a été mise en évidence par MOISSAN pour les pétales, et par VAN TIEGHEM et BONNIER pour des tubercules et des bulbes à l'état de vie ralentie.

Les auteurs précédents se sont contentés de constater le phénomène de la fermentation propre, qu'il était évidemment nécessaire de généraliser. A partir de cette époque, son exis-

(1) Müntz prétend que les champignons, qui renferment de la mannite, dégagent en outre un peu d'hydrogène; celui-ci est dû, sans doute, à la présence de microorganismes.

(2) L'hydrogène, qui accompagne quelquefois l'acide carbonique, en l'absence d'oxygène, n'est pas, selon l'opinion de Schulze, un produit normal de la germination, mais un produit morbide, provenant de la décomposition de la graine.

tence étant définitivement établie, les physiologistes auront surtout pour but la comparaison entre la respiration normale et la respiration intramoléculaire.

Ainsi, d'après WORTMANN (1), le rapport $\frac{I}{N}$ serait égal à l'unité, tandis que, pour MOELLER, il n'est égal qu'à $\frac{1}{3}$ pour des graines en germination.

PFEFFER, WORTMANN, DETMER considèrent la respiration intramoléculaire comme la véritable respiration, tandis que l'oxygène exerce une influence secondaire en oxydant l'alcool provenant de la fermentation propre ; Pfeffer pense même que les métamorphoses compliquées, qui s'accomplissent dans les plantes ordinaires pendant la respiration intramoléculaire, peuvent continuer en présence de l'oxygène. DIAKONOW, au contraire, estime que le passage de la respiration normale à la respiration intramoléculaire se fait brusquement dès que les cellules sont privées d'oxygène.

On considérerait jusqu'alors les processus respiratoires comme un acte chimico-vital, dépendant directement du protoplasme et ne s'effectuant que dans la cellule vivante : en présence de l'air, de l'oxygène pénètre dans les cellules, est fixé par la matière vivante, et, après différentes transformations, de l'acide carbonique se dégage ; dans une atmosphère dépourvue d'oxygène, le végétal, supérieur en ceci à l'animal, continue à vivre pendant quelque temps, en empruntant à sa propre matière l'énergie que ne lui fournit plus l'oxygène ; les deux phénomènes, respiration normale et respiration intramoléculaire, sont généralement séparés l'un de l'autre et se succèdent brusquement, suivant la présence ou l'absence d'oxygène. De rares auteurs avaient deviné leur simultanéité, et seuls, REINKE et TRAUBE semblaient avoir entrevu la nature diastasique de la respiration normale, que des recherches ultérieures devaient bientôt mettre en évidence.

(1) Palladine trouve $\frac{I}{N}$ égal à 1 pour les jeunes pousses de Fève ; Stich admet que $\frac{I}{N}$ est généralement < 1 .

Deux découvertes importantes marquent le début de la troisième période dans l'histoire de la respiration ; d'une part celle des oxydases, d'autre part celle de la zymase. Il ne sera plus possible désormais d'exposer séparément les travaux sur les deux respirations normale et intramoléculaire, phénomènes que l'on tend, au contraire, à rapprocher de plus en plus.

En 1893, BERTRAND, reprenant les expériences d'un chimiste japonais, Yoshida, sur le latex de l'arbre à laque, montre l'existence, dans cette émulsion, d'un ferment oxydant, qu'il désigne sous le nom de Laccase. Sous l'influence de cette laccase, des corps artificiels, comme l'hydroquinone, le pyrogallol, ou naturels, comme le laccol, l'acide gallique, le tanin, absorbent de l'oxygène et dégagent de l'acide carbonique ; il y a ici un échange gazeux, qui « ressemble à une respiration artificielle, et qui représente peut-être un phénomène voisin de ceux qui se passent dans la respiration des végétaux ». Or, cette laccase, très répandue chez les végétaux, a été isolée dans un grand nombre de plantes. On la met facilement en évidence, par exemple en utilisant la réaction extrêmement sensible, qui consiste dans la coloration bleue, prise par la teinture de gaïac, en s'oxydant sous l'influence combinée de l'air et de la laccase. Cette diastase est sans action sur la tyrosine, substance que l'on trouve dans les tubercules de *Dahlia*, de pomme de terre, dans le *Russula nigricans*, et qui s'oxyde au contact de l'air en produisant une coloration rouge, puis noire ; ce phénomène est dû à une diastase spéciale, la tyrosinase, nouveau ferment soluble oxydant, appartenant à la série des substances sécrétées par les cellules vivantes, et désignées universellement sous le nom d'oxydases (1). Elles n'agissent, en général, que sur les corps de la série aromatique : phénols, amines phénoliques et leurs produits de substitution : on verra, dans la suite, que leur pouvoir oxydant est assez restreint.

C'est à BÜCHNER, en 1897, que nous sommes redevables de

(1) Des travaux plus récents, en particulier ceux de Chodat et Bach, ont montré que les oxydases ne sont que des mélanges de deux autres substances, les oxygénases et les peroxydases, qui existent à la fois dans les végétaux. Les oxygénases, qui fixent l'oxygène de l'air avec formation de peroxydes, ne peuvent exercer une action oxydante qu'en présence des peroxydases, qui augmentent la puissance oxydante des peroxydes.

la découverte de l'enzyme de la fermentation alcoolique, fonction que la plupart des auteurs, Pasteur en particulier, considéraient comme une propriété exclusive de la cellule vivante de levure. Quelques savants, Traube, Berthelot, Claude Bernard, pensaient, sans apporter de preuves expérimentales, que le dédoublement des sucres en alcool et en acide carbonique constitue une réaction chimique pouvant s'effectuer en dehors des cellules vivantes. Les expériences de Büchner ont donné raison à ces derniers. En soumettant la levure à des pressions très énergiques (500 atmosphères), Büchner a obtenu un liquide très actif, provoquant la fermentation alcoolique en l'absence de toute cellule; il a donné à l'enzyme contenue dans ce liquide le nom de zymase.

Si la zymase provoque le dégagement d'acide carbonique et la formation d'alcool, on pourrait peut-être attribuer à un ferment analogue la présence de l'alcool à l'intérieur des tissus de certaines plantes. Il était nécessaire tout d'abord de constater l'existence de cette substance dans les cellules; c'est ce qu'ont fait certains auteurs.

Ainsi, BERTHELOT observe de l'alcool dans les feuilles jeunes de Blé, de Coudrier; DEVAUX, dans les parties profondes des tiges ligneuses; dans ce cas, les tissus internes, étant à partir d'un certain diamètre en état d'asphyxie par suite de la difficulté d'accès de l'oxygène, sont soumis à la respiration intramoléculaire, avec production d'alcool et de CO^2 ; ce dégagement accessoire d'acide carbonique expliquerait l'augmentation de $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ qui devient > 1 .

Par l'étude des échanges gazeux de feuilles préalablement maintenues dans le vide, à l'abri de la lumière, MAQUENNE a constaté que, en les replaçant à l'air, elles dégagent plus de CO^2 que si elles n'avaient pas séjourné dans le vide; il y aurait une activation de la respiration; cette fonction « semble donc être le résultat d'une combustion lente d'un principe éminemment oxydable, que la cellule vivante sécrète constamment à l'abri de la lumière et qui est susceptible de s'y accumuler quand l'oxygène fait défaut dans l'atmosphère ambiante ». Cette substance serait précisément l'alcool, comme l'ont observé GODLEWSKI et

POLZENIUSZ, dans des pois germant à l'abri de l'air, et MAZÉ.

A ce sujet, DUCLAUX s'exprime ainsi : « L'alcool est un produit normal et nécessaire de la digestion des matières hydrocarbonées de la graine; quand l'oxygène est présent, cet alcool est brûlé et passe inaperçu; il faut, pour le mettre en évidence, soumettre la plante à une asphyxie, qui la laisse vivre, ou plutôt qui laisse fonctionner la zymase qu'elle contient, mais ce n'est pas l'état d'asphyxie qui produit l'alcool, c'est l'état d'asphyxie qui le rend visible ».

La méthode, imaginée par Büchner, devait bientôt porter ses fruits et permettre de découvrir, chez quelques végétaux, la zymase observée jusqu'ici seulement dans la levure. Dans ce cas, l'alcool, que l'on sait se former continuellement dans la cellule vivante aux dépens des hydrates de carbone, ne proviendrait-il pas de l'action de cette zymase ou d'une diastase analogue? car on se représente difficilement un ferment existant normalement dans la cellule et ne fonctionnant qu'en l'absence d'oxygène. La respiration, au sens qu'on lui donnait jusqu'alors, c'est-à-dire l'absorption d'oxygène et le dégagement d'acide carbonique, serait la résultante des deux phénomènes, jusqu'ici nettement séparés l'un de l'autre, la respiration intramoléculaire et la respiration normale : une partie de l'acide carbonique résulterait du fonctionnement de la première, l'autre, des oxydations. Les expériences entreprises dans ces dernières années ont contribué à affermir cette hypothèse.

MAXIMOW (1), en soumettant à une pression très forte des cultures d'*Aspergillus niger*, a obtenu un liquide capable, en présence de l'air, d'absorber l'oxygène et de dégager de l'acide carbonique. Maximow attribue cette respiration à deux enzymes indépendantes l'une de l'autre, l'une analogue à celle de Büchner, l'autre appartenant au groupe des oxydases; l'activité de la première se manifesterait d'une façon égale dans l'air et dans l'hydrogène; ceci a été constaté aussi par M^{re} KRASNOSSELSKY, avec le suc obtenu par pression de bulbes blessés d'*Allium Cepa*, qui dégage des quantités égales de CO² en présence et en l'absence d'oxygène.

(1) Quelques années plus tard, M^{re} Junitzky est arrivée aux mêmes résultats que Maximow.

Dans ses recherches antérieures, PALLADINE admettait que l'énergie respiratoire dépend de la masse du protoplasme; à la suite de la découverte du rôle des enzymes dans les processus respiratoires, ce savant physiologiste a dû modifier sa conception de la respiration; il s'est demandé alors si ce phénomène est simplement de nature diastasique, ou s'il dépend aussi directement du protoplasme. L'emploi de la méthode du gel (de préférence à celle de Büchner), par laquelle les plantes ou les portions de plantes sont tuées par un séjour de vingt heures à une température de -20° , a permis à Palladine d'étudier l'activité des enzymes (1), tout en conservant la structure anatomique des cellules. Palladine attribue l'acide carbonique dégagé par la respiration à trois sources : 1° l'acide carbonique d'origine nucléique, qui provient de l'activité d'enzymes très intimement unies au protoplasme, la plupart insolubles, les autres solubles dans le suc exprimé; 2° l'acide carbonique formé par le protoplasme, directement semble-t-il, sous l'influence des excitants; 3° l'acide carbonique produit par les diverses oxydases. Palladine désigne sous le nom d'acide nucléocarbonique (Nukleokohlensäure), celui qui résulte de l'activité de l'enzyme du protoplasme, et dont la quantité dépend de celle des nucléoprotéides, c'est-à-dire du protoplasme; quant à l'enzyme, c'est la « karbonase », elle provoque le dégagement de CO^2 sans aucune participation de l'oxygène, car des bourgeons étiolés de fèves, gelés, dégagent les mêmes quantités de CO^2 dans l'air et dans l'hydrogène. L'acide carbonique d'excitabilité (Reizkohlensäure) semble formé directement par le protoplasme et lié intimement à la vie de la cellule. Enfin, l'acide carbonique d'oxydation (Oxydasekohlensäure) est le résultat de l'activité des diastases oxydantes. En somme, ce qui, d'après Palladine, caractérise la respiration, c'est l'acide nucléocarbonique, qui se dégage constamment sans aucune intervention de l'oxygène de l'air; c'est ce gaz qui est produit pendant la respiration intramoléculaire, que l'on peut considérer alors comme un processus fondamental.

La production zymasique d'acide carbonique, aussi bien dans l'air que dans une atmosphère d'hydrogène, a été mise de nou-

(1) Ces basses températures tueraient le protoplasme, mais ne détruiraient généralement pas l'activité des enzymes.

veau en évidence, à l'aide de la méthode du gel, par M^{re} JUNITZKY. Ayant constaté qu'après un séjour de vingt-quatre heures dans une mince couche d'eau, c'est-à-dire pendant le temps nécessaire à leur gonflement, des graines de Pois présentent un

rapport $\frac{I}{N}$ supérieur à l'unité, l'auteur a fait geler ces graines

et les a soumises, soit à un courant d'air, soit à un courant d'hydrogène, pendant dix à onze heures ; elles ont dégagé, dans les deux séries d'expériences, des quantités sensiblement égales d'acide carbonique ; l'enzyme de la respiration intramoléculaire fonctionne donc aussi bien dans l'air que dans une atmosphère dépourvue d'oxygène.

Quelques expériences sur des graines oléagineuses d'*Helianthus annuus*, gelées et exposées d'abord à un courant d'hydrogène jusqu'à dégagement complet de CO², puis soumises à un courant

d'air, montrent que le rapport $\frac{I}{N}$ est très grand ; sachant que,

pendant la germination de ces graines, le quotient $\frac{CO^2}{O}$ est beau-

coup < 1, on est tout naturellement porté à admettre que, pendant la digestion des réserves de la graine, l'intensité de la respiration intramoléculaire est très faible ; les résultats obtenus par M^{re} JUNITZKY montrent, au contraire, le rôle important joué par la fermentation propre, qui donne naissance, pendant la respiration à l'air libre, à une grande partie de l'acide carbonique, l'autre partie provenant des oxydations, qui, au lieu de brûler les corps gras, les transforment en substances plus oxygénées.

L'emploi très fréquent des deux termes, respiration intramoléculaire et fermentation alcoolique, l'un pour l'autre, est dû à la confusion établie entre ces deux phénomènes par certains auteurs, GODLEWSKI, STOKLASA, par exemple, d'après

les valeurs sensiblement égales à l'unité du rapport $\frac{CO^2}{C^2H^5OH}$ de

l'acide carbonique dégagé à l'alcool produit pendant la respiration intramoléculaire. NABOKICH n'admet pas toujours l'identité entre ces deux fonctions, identité que PALLADINE et

KOSTYTSCHEW rejettent la plupart du temps. Il résulterait, de leurs dernières expériences, que la production d'alcool, en respiration anaérobie, est sous la dépendance des hydrates de carbone, qu'il peut prendre naissance de notables quantités d'alcool, si ceux-ci sont abondants, qu'au contraire, s'ils manquent, il ne s'en forme pas ; dans le premier cas, la respiration intramoléculaire est une fermentation alcoolique, dans le deuxième, elle consiste simplement dans le dégagement de CO^2 par dédoublement sans doute des matières albuminoïdes. Kostytschew a montré, par exemple, que la vie anaérobie de l'*Agaricus Campestris* s'effectue sans production d'alcool. Ce qui vient d'être dit explique aussi la confusion presque toujours établie entre la zymase ou diastase de la fermentation alcoolique, et l'enzyme de la respiration intramoléculaire, la Karbonase de Palladine.

STOKLASA et ses collaborateurs, qui considèrent la respiration intramoléculaire comme une véritable fermentation alcoolique, ont mis en évidence l'existence, dans les cellules, de deux diastases qui provoquent la dissociation des sucres : l'une, la zymase, transforme le sucre en acide lactique, l'autre, la lactacidase, dédouble ce dernier en CO^2 et en alcool ; ce sont là ce que ces auteurs appellent les processus primaires qui s'accomplissent dans le protoplasme ; quant aux processus secondaires, ils résultent de l'action de l'oxygène. Comment s'exerce cette action ? KOSTYTSCHEW a constaté récemment qu'il y avait réellement, à l'air libre, oxydation non pas de l'alcool, mais des produits intermédiaires de la fermentation ; l'alcool éthylique ne serait qu'un produit accessoire de la respiration, qui ne prend pas naissance dans les conditions normales. Son apparition, observée par différents auteurs, signifierait que, dans l'organisme, l'activité des oxydations et celle des processus primaires de décomposition des sucres ne marchent pas toujours de pair, et que, dans certaines conditions, une partie des produits de transformation des sucres provenant des processus primaires de la respiration intramoléculaire échappe à l'action des oxydases pour subir une fermentation complète, qui les transforme en alcool et en CO^2 .

Cette hypothèse est confirmée par les expériences de

BOYSEN-JENSEN, qui a montré l'existence, pendant la fermentation du glucose sous l'action de la levure, d'une substance intermédiaire, la dioxyacétone. Ici encore la fermentation alcoolique serait due à deux diastases : la dextrase, qui transforme le dextrose en dioxyacétone, et la dioxyacétonase qui décompose cette dernière substance en alcool et en acide carbonique. L'auteur a observé que les oxydases sont capables d'oxyder directement la dioxyacétone et de provoquer ainsi le dégagement de CO^2 et la formation d'eau.

Il résulte de ces différentes expériences que la respiration intramoléculaire, analogue quelquefois à une fermentation alcoolique, quand les sucres abondent dans les cellules, ou qui consiste simplement dans le dégagement de CO^2 par doublement sans doute des matières albuminoïdes, constitue le premier stade de la respiration à l'air libre, et fournit à l'oxydation différents matériaux.

Il ne me reste, pour terminer cet historique, qu'à dire quelques mots des expériences récentes de PALLADINE. L'attention de ce physiologiste a été attirée par la coloration que prennent, après exposition à l'air, des embryons de Blé, laissés sous l'eau pendant plusieurs jours, et il a été amené à admettre la formation, par ces embryons, de substances incolores, s'oxydant à l'air pour donner des substances colorées, des pigments, que les embryons eux-mêmes peuvent réduire à l'état de chromogènes, en leur enlevant leur oxygène, grâce à des diastases qu'ils renferment, les réductases. Avant PALLADINE, REINKE attribuait déjà aux chromogènes un rôle important dans la respiration ; cet auteur pensait que, formés dans le protoplasme, ils fixent directement l'oxygène de l'air, le transforme ainsi en oxygène atomique, capable de brûler directement les hydrates de carbone, les graisses ou les acides.

PALLADINE a montré l'existence de ces chromogènes dans un grand nombre de plantes. Ce savant admet, d'une part, que ces chromogènes ne s'oxydent pas directement, mais par l'intermédiaire des oxydases ; d'autre part, qu'après leur transformation en pigments, ils cèdent leur oxygène, non pas aux hydrates de carbone, mais aux produits de la décomposition anaérobie de ces substances.

L'oxydation du chromogène serait un phénomène réversible : aussitôt que le pigment est formé, il perd son oxygène et repasse à l'état de chromogène ; la réduction se fait par l'intermédiaire d'une diastase spéciale, la réductase.

A la suite de ces expériences, PALLADINE arrive à la conception suivante de la respiration : le processus fondamental primaire est la respiration intramoléculaire, résultat de l'activité de la zymase ou de diastases analogues, qui a pour effet de décomposer les substances hydrocarbonées ; l'oxygène atmosphérique est fixé sur le chromogène par l'intermédiaire des oxydases, dont l'action se termine là ; le pigment ainsi formé est réduit par la réductase qui transporte l'oxygène sur les produits résultant de la respiration intramoléculaire, dont l'oxydation provoque finalement le dégagement d'acide carbonique et la formation d'eau.

Dans cette hypothèse, le rôle des oxydases est très restreint et ne consiste que dans la formation des pigments par l'oxydation des composés aromatiques de constitution déterminée, les chromogènes.

En résumé, deux théories se disputent actuellement l'explication des échanges gazeux respiratoires : la théorie biochimique et la théorie zymasique. La première, la plus ancienne, défendue par Maquenne, admet que « les deux actes de la fonction respiratoire gardent vis-à-vis l'un de l'autre une certaine indépendance, qui se traduit à l'extérieur par des variations incessantes et souvent considérables du rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ » ; elle considère la zymase comme

une diastase de la vie anaérobie, qui n'intervient pas dans les échanges gazeux de la respiration normale. Elle attribue aux acides organiques un rôle essentiel dans la fonction respiratoire et les regarde comme « des réservoirs d'oxygène combiné qui se remplissent et se vident tour à tour suivant les circonstances qui président au développement de la plante ». La théorie zymasique ne date que de quelques années ; elle doit son nom à une enzyme, qui, présidant à la digestion des sucres, les transforme en alcool et en acide carbonique, et fonctionne indifféremment en l'absence ou en la présence d'oxygène. Une partie du gaz carbonique dégagé pendant la respiration à l'air

libre résulte de l'action de cette diastase, l'autre provient des oxydations, en particulier de l'oxydation, sinon de l'alcool, tout au moins des produits intermédiaires de la fermentation propre, oxydations par lesquelles la cellule forme les différentes substances qui entrent dans sa constitution et sont nécessaires à l'entretien de sa vitalité.

Si l'on admet la théorie zymasique, qui semble bien établie par des expériences nombreuses, il est indispensable d'étudier la respiration normale et la respiration intramoléculaire. Le quotient respiratoire a en effet perdu beaucoup de son importance depuis que l'on sait que le dégagement de l'acide carbonique n'est pas forcément lié à l'entrée de l'oxygène et qu'une partie seulement du CO^2 résulte des oxydations; il ne suffit plus pour donner une idée exacte de l'intensité des combustions intracellulaires; il est nécessaire de faire appel en outre au rap-

port $\frac{I}{N}$, qui, par l'indication de la mesure dans laquelle la zymase participe au dégagement de CO^2 pendant la respiration à l'air libre, pourra renseigner sur la part qui revient aux oxydations dans ce dégagement et montrera par suite la nature des combustions, si elles sont complètes ou incomplètes.

J'espère avoir mis suffisamment en évidence, par l'exposé des recherches sur la respiration anaérobie, l'importance attribuée à cette fonction dans ces dernières années, et on comprendra facilement que j'aie été amené à étudier comparativement les deux respirations, normale et intramoléculaire.

CHAPITRE II

PROCÉDÉS EXPÉRIMENTAUX

Respiration normale. — J'ai employé la méthode de l'air confiné, d'un usage fréquent en physiologie, et qui consiste à analyser, au début et à la fin de l'expérience, l'atmosphère dans laquelle ont séjourné les plantes. Je me servais d'éprouvettes jaugées une fois pour toutes, très soigneusement, jusqu'à un niveau marqué par le bord inférieur d'une étiquette; les volumes sur lesquels j'ai expérimenté variaient, suivant le

poids des organes à étudier, entre 10 et 125 centimètres cubes.

Les matériaux d'expériences sont prélevés sur une même plante, saine, bien développée, ou sur plusieurs individus vivant côte à côte, dans les mêmes conditions de milieu. Après avoir séparé la racine, un certain nombre de limbes foliaires, les pétioles et la partie de la tige correspondant à ces limbes, et dans quelques cas des vrilles, des cladodes et des phyllodes, je répartis les différents organes, d'après leur nature morphologique, en plusieurs lots, qui, après avoir été pesés séparément, sont introduits successivement à des intervalles de temps déterminés, généralement de deux en deux minutes, chacun dans une éprouvette renfermant de l'air atmosphérique normal. Chaque éprouvette est alors transportée sur la cuve à mercure ; j'y fais pénétrer l'une des branches d'un tube de verre coudé en V, qui permet la communication entre l'air extérieur et l'air intérieur de l'éprouvette, dans laquelle je fais arriver le mercure jusqu'au contact de l'image du bord inférieur de l'étiquette. A ce moment, je ferme avec le doigt l'extrémité libre du tube coudé, que j'enlève, ayant isolé ainsi, dans l'éprouvette, un volume connu d'air, à la pression atmosphérique, avec un poids déterminé d'organes. L'éprouvette est retirée de la cuve à mercure à l'aide d'un petit cristalliseur sur lequel elle repose, recouverte d'un manchon de papier noir et abandonnée pendant quelques heures à la température du laboratoire. Avant d'introduire les organes dans les éprouvettes, il faut avoir soin de déposer au fond de chacune d'elles une gouttelette d'eau, de façon à saturer l'air d'humidité et à empêcher l'action toxique des vapeurs mercurielles grâce à une légère buée qui recouvre la surface du mercure. Au bout de quelques heures, je reporte chacune des éprouvettes sur la cuve à mercure dans le même ordre et aux mêmes intervalles de temps que la première fois et, après avoir brassé leur atmosphère à l'aide d'un appareil à prises de gaz, j'y prélève une petite quantité de gaz, qui, recueillie dans un tube, servira à l'analyse. Je note les températures initiale et finale du laboratoire ; la durée de chaque expérience n'ayant pas dépassé cinq heures, les cellules ont toujours à leur disposition suffisamment d'oxygène et se sont trouvées dans les conditions normales de la respiration. L'analyse des gaz est faite avec l'appareil de Bonnier et Mangin ; l'ex-

périence m'a montré qu'il était préférable d'opérer, pour mesurer l'oxygène et l'acide carbonique, sur deux volumes de gaz différents, et que les résultats obtenus de cette façon sont beaucoup plus précis. Chaque analyse, soit d'acide carbonique, soit d'oxygène, a toujours été faite deux fois au moins, et je n'ai accepté que les chiffres qui différaient de moins de 0,04 p. 100. Pour calculer la proportion en centièmes des gaz absorbés ou dégagés, il ne suffit pas de retrancher simplement les quantités de chacun des gaz analysés au début et à la fin de l'expérience, car le volume final est plus petit que le volume initial : il y a généralement plus d'oxygène absorbé que d'acide carbonique produit, ce qui entraîne une augmentation, apparente seulement, de l'azote ; il faut rapporter les quantités de CO_2 et d'oxygène à une proportion d'azote égale à la proportion finale.

L'énergie respiratoire peut être mesurée par le volume de l'acide carbonique dégagé, ou de l'oxygène absorbé par 1 gramme de poids frais pendant 1 heure ; il est préférable de la représenter par l'oxygène, car des expériences récentes montrent que le gaz carbonique peut avoir au moins une double origine : les calculs ont été d'ailleurs effectués pour les deux gaz, ce qui est très facile, connaissant la proportion en pour cent de chacun d'eux, le volume de l'atmosphère confinée, le poids de l'organe et la durée de l'expérience.

Respiration intramoléculaire. — Ici aussi j'ai utilisé la méthode de l'atmosphère confinée. Les organes destinés à l'expérience, recueillis et répartis comme précédemment, sont pesés et introduits, d'après leur nature, dans des éprouvettes entourées d'un manchon de papier noir et au fond desquelles était déposée une gouttelette d'eau. Chacune d'elles est fermée par un bouchon en caoutchouc, laissant passer deux tubes de verre coudés, munis chacun d'un tube en caoutchouc ; je réunis les éprouvettes entre elles en série et j'adapte l'extrémité de l'un des caoutchoucs à un appareil à hydrogène ; l'hydrogène est purifié par son passage dans deux flacons laveurs contenant chacun une solution concentrée de permanganate de potasse additionnée, la première, d'un peu d'acide sulfurique, et la deuxième d'une petite quantité de soude caustique. Le courant de gaz est assez fort pour expulser complètement, au bout

d'un quart d'heure, l'air des éprouvettes et le remplacer par de l'hydrogène pur. Je me suis assuré, en effet, par l'analyse, qu'au bout de ce temps, le gaz, qui s'échappe à l'extrémité libre de la série des éprouvettes, ne contient ni oxygène, ni acide carbonique. A ce moment, je détache de la série chaque éprouvette munie de ses deux tubes de caoutchouc, dont les extrémités libres sont fermées à l'aide d'une pince et la transporte sur la cuve à mercure ; là, après l'avoir débouchée, je ramène le volume de son atmosphère à un volume connu, indiqué par le bord inférieur de l'étiquette. Je me sers, dans ce but, d'un appareil à prises de gaz, préalablement rempli d'hydrogène pur, qui me permet d'amener le niveau du mercure au contact du bord inférieur de l'étiquette, en enlevant ou en introduisant de l'hydrogène. L'opération, qui ne dure pas plus de quatre minutes, est répétée pour chaque éprouvette, que l'on dispose ensuite comme précédemment pendant quatre à cinq heures à la température du laboratoire. Pour me permettre de calculer

le rapport $\frac{I}{N}$, c'est-à-dire de comparer l'intensité de la respira-

tion intramoléculaire à celle de la respiration normale, je place pendant le même temps, également à l'obscurité, de deux en deux minutes, car la manipulation est plus rapide, d'autres éprouvettes renfermant un poids déterminé d'organes prélevés dans les mêmes conditions que les précédents et très comparables à ceux-ci. A la fin de l'expérience, je prélève dans chaque éprouvette, en prenant les précautions que j'ai indiquées pour la respiration normale, une petite quantité de gaz qui servira à l'analyse. Les intensités respiratoires normale (N) et intramoléculaire (I) sont représentées par le volume de CO_2 dégagé par 1 gramme de poids frais en une heure.

Il eût peut-être été plus rigoureux, dans la comparaison entre les respirations normale et intramoléculaire, de façon à écarter les différences individuelles, d'opérer sur les mêmes échantillons, autrement dit de faire respirer dans l'hydrogène, ceux qui viennent de respirer dans l'air. Mais, pour obtenir des quantités d'acide carbonique appréciables, il est nécessaire de prolonger les expériences pendant quatre ou cinq heures, et on comprend facilement qu'au bout de ce temps les organes ne se trouvent

plus dans les mêmes conditions que ceux qui viennent d'être séparés de la plante mère et ont, en particulier, épuisé une partie de leurs matières hydrocarbonées, aux dépens desquelles s'effectue surtout la respiration intramoléculaire. Il m'a donc paru préférable de soumettre, dans la plupart des expériences, simultanément, d'une part à la respiration normale, d'autre part à la fermentation propre, des organes frais, que je choisissais avec un soin tout particulier de façon à expérimenter sur des éléments aussi identiques que possible. D'ailleurs les valeurs de $\frac{I}{N}$ étant toujours de même ordre, il semble que les différences individuelles, si elles existent, entre les organes soumis à l'expérience, doivent être assez faibles pour ne pas changer le sens des résultats.

ERREURS D'EXPÉRIENCES

Les erreurs d'expériences peuvent porter sur les mesures du volume initial et du volume final de l'atmosphère confinée, sur le poids des organes, sur l'évaluation de la durée de l'expérience, et enfin sur les analyses de gaz. MAIGE, dans ses recherches sur la respiration de la fleur, a calculé ces différentes erreurs pour l'intensité respiratoire et montré que l'erreur relative totale est généralement inférieure à 2 p. 100 et n'a pas d'influence sensible sur la marche des résultats. Dans la plupart des cas le chiffre des centièmes est calculé à une ou deux unités près. Il ne faut pas négliger, dans la mesure du volume initial de l'atmosphère confinée, le poids des organes mis en expérience; on admet généralement que la densité des tissus végétaux est sensiblement égale à l'unité, ce qui permet de représenter leur volume par leur poids; il suffit alors de retrancher celui-ci du volume jaugé à l'avance pour avoir le volume suffisamment exact de l'atmosphère où respireront les plantes.

Dans les recherches sur les échanges gazeux, par suite de la difficulté que l'on éprouve à disposer rigoureusement sur le végétal même les appareils destinés à recevoir les objets soumis à l'expérience, on a expérimenté très souvent sur des organes détachés de la plante mère. Ceux-ci ne se trouvent plus dans les

conditions naturelles et ont subi particulièrement une mutilation qui influe peut-être sur leur respiration.

Différents auteurs se sont préoccupés de cette question. GARREAU observe déjà, en 1851, en ce qui concerne le dégagement de CO^2 , la similitude des résultats fournis par des feuilles détachées de la plante et par celles qui y restent fixées.

BONNIER et MANGIN admettent que la respiration des organes (feuilles et rameaux) n'est pas troublée pendant les premières heures qui suivent le sectionnement.

BÖHM, dans ses expériences sur des tubercules de pomme de terre, pelés et coupés en morceaux, constate un accroissement dans le dégagement de l'acide carbonique à l'air libre, tandis que la respiration intramoléculaire est indépendante du traumatisme.

STICH attribue cette augmentation de l'activité respiratoire à la multiplication des surfaces respiratoires, ou à une excitabilité, provoquée dans les tissus par les blessures et occasionnant l'apparition de processus nouveaux. C'est ici qu'interviendrait sans doute le « Reizkohlenensäure » de Palladine. Stich a constaté que les blessures occasionnent une diminution du quotient respiratoire, ce qui indique une absorption d'oxygène plus grande que le dégagement de CO^2 .

RICHARDS a bien observé, comme les auteurs précédents, que toutes les plantes blessées réagissent, à un degré différent, en augmentant leur intensité respiratoire, augmentation surtout très sensible dans les organes à tissus massifs, comme les bulbes, les tubercules, mais n'admet pas l'abaissement de $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ à la suite du traumatisme. Stich et Richards, dans le calcul

du quotient respiratoire, n'ont pas tenu compte du changement de volume, de la contraction légère du volume final, en un mot n'ont pas rapporté l'acide carbonique et l'oxygène à l'azote final ; par suite les chiffres obtenus ne sont pas exacts.

KOSINSKI montre que l'*Aspergillus niger*, sous l'influence d'une forte excitation, par exemple quand on le découpe en morceaux, présente une élévation de l'énergie respiratoire, mais reste insensible à de légers traumatismes.

L'augmentation de l'activité respiratoire coïnciderait avec la

formation de nouvelles quantités de substances protéiques sous l'action des blessures, comme l'ont observé Hettlinger, Zaleski, Kowchoff; pour ce dernier auteur l'apparition de ces substances n'a lieu qu'en présence de l'oxygène.

SMIRNOFF, en coupant en morceaux des bulbes d'*Allium Cepa*, constate que le sectionnement des tissus augmente l'intensité respiratoire normale, mais reste sans effet sur la respiration intramoléculaire; il n'y a pas, pour lui, de liaison bien étroite entre l'augmentation de la respiration et celle des matières protéiques non digestibles.

DOROFÉJEW a recherché s'il existait une relation entre l'augmentation dans le dégagement de CO^2 par des feuilles blessées et leur teneur en hydrates de carbone. Il s'est servi dans ses expériences exclusivement de feuilles de Légumineuses, qu'il abandonnait plus ou moins longtemps dans un lieu obscur, le pétiole dans l'eau, de façon à réduire plus ou moins complètement la quantité de leurs substances hydrocarbonées. L'iode lui indiquait si les feuilles, à la fin de leur séjour à l'obscurité, renfermaient encore de l'amidon. Puis des feuilles entières et des feuilles découpées en tranches de 2,5 à 3 millimètres de largeur étaient soumises simultanément à la respiration normale dans deux appareils de Pettenkoffer. L'auteur a constaté que l'augmentation dans le dégagement de CO^2 , provoquée par le sectionnement, dépend de la quantité de substances hydrocarbonées que renferment les feuilles: si celles-ci contiennent beaucoup d'hydrates de carbone, les blessures accroissent peu la production de l'acide carbonique, si, au contraire, elles sont très pauvres en matière hydrocarbonées, il y a augmentation dans le dégagement de CO^2 .

MAXIMOW étudie les variations du quotient respiratoire avec des bulbes d'*Allium Cepa* et des tubercules de *Solanum tuberosum* qu'il coupe en morceaux. Ces organes, surtout les tubercules de pomme de terre, accumulent dans leurs tissus le gaz carbonique et ont un quotient respiratoire assez faible. Aussitôt après le sectionnement $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ augmente, il y a une grande quantité de CO^2 dégagé sans absorption correspondante d'oxygène; c'est un phénomène purement physique, dû à la grande surface

offerte à la sortie de l'acide carbonique et à la présence de ce gaz dans les cellules. Puis, le dégagement de CO^2 diminue en même temps que $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ qui finit par reprendre sa valeur primitive à mesure que les cellules se cicatrisent.

STOKLASA n'a pas observé d'accroissement dans le dégagement de CO^2 consécutif au traumatisme.

M¹¹⁶ KRASNOSSELSKY a constaté que le suc exprimé, par la méthode de Büchner, de bulbes d'*Allium Cepa*, coupés en morceaux, dégageait plus de CO^2 que celui que l'on extrait de bulbes entiers; le traumatisme provoquerait la formation de nouvelles quantités d'enzymes.

MAIGE compare les intensités respiratoires de deux inflorescences, prises au même état de développement; l'une d'elles, entière, est coupée à sa base par une seule section; dans l'autre, les fleurs sont séparées des pédoncules floraux, il y a par suite autant de sections que de fleurs. Maige n'a observé que des différences insensibles, attribuables, non pas surtout aux blessures, mais plutôt à la différence des énergies respiratoires de la fleur et de son pédoncule.

Il semble se dégager de ces différentes expériences que, chez les organes massifs, tels que les bulbes et les tubercules, le traumatisme qui résulte du sectionnement de ces organes en nombreux morceaux, développant ainsi considérablement les surfaces respiratoires, provoque une augmentation dans le dégagement de CO^2 (seulement en présence de l'air), et une variation du quotient respiratoire, qu'au contraire les blessures légères, telles que la section d'un pétiole, d'une tige, n'ont pas d'effet sur la production de l'acide carbonique. Les tissus sur lesquels j'ai expérimenté renferment toujours des quantités d'hydrates de carbone assez appréciables et ne présentent que des sections légères; on peut admettre, dans ces conditions, que le traumatisme n'influence pas sensiblement leur respiration.

Avant de terminer ce chapitre, il m'a paru indispensable de dire quelques mots d'un travail récemment publié, dont certaines conclusions modifieraient complètement les idées actuellement admises sur les relations qui existent entre la lumière et l'assimilation chlorophyllienne. Tout échange gazeux entre

une plante verte, à la lumière, et l'air extérieur est la résultante de deux phénomènes inverses, la respiration et l'assimilation chlorophyllienne; le rapport $\frac{O}{CO^2}$ exprime la somme de ces deux

fonctions. On croyait jusqu'à présent qu'un végétal, pourvu de chlorophylle, transporté de la lumière à l'obscurité, cessait immédiatement d'absorber CO^2 et de dégager de l'oxygène, en un mot d'assimiler le carbone, pour respirer exclusivement. KIMPFELIN, l'auteur de l'ouvrage en question, considère l'assimilation chlorophyllienne comme un phénomène d'induction et prétend qu'elle se poursuit dans l'obscurité pendant quelque temps après que la lumière a cessé d'agir. Il est arrivé à cette

conclusion en calculant les variations du rapport $\frac{O}{CO^2}$ (entre l'oxygène et l'acide carbonique de l'air de la cloche) sur des plantes placées sous une cloche, exposée d'abord aux rayons directs du soleil et recouverte ensuite de voiles noirs qui arrêtaient la lumière. La croissance de ce rapport indiquerait un régime assimilatoire, sa décroissance, au contraire, montre une tendance à l'établissement d'un régime respiratoire. Avec l'*Arundo Donax*, Kimpflin a observé une diminution de l'acide carbonique et une augmentation de l'oxygène de l'atmosphère de la cloche trois heures après le passage de la lumière à l'obscurité; il y a donc bien ici prédominance de la fonction chlorophyllienne. Par exemple, CO^2 qui, dans l'atmosphère de la cloche, à la lumière, était égal à 1,4 p. 100, est tombé au bout de trois heures à l'obscurité à 0,1 p. 100, tandis que l'oxygène s'est accru de 18,2 à 20,7 p. 100.

Si ces résultats sont exacts, la plupart des travaux sur la respiration des plantes vertes sont à recommencer; mes expériences, en particulier, seraient gravement compromises, et il était de toute nécessité de vérifier si, dans les conditions où elles ont été faites, l'action rémanente de la lumière s'exerçait.

Dans ce but, j'ai fait trois expériences conduites de la manière suivante: une feuille, coupée à huit heures du matin, est placée immédiatement à l'obscurité dans les conditions indiquées précédemment. Plusieurs prises de gaz sont faites dans l'éprouvette à des intervalles d'une demi-heure ou d'une heure; après

chaque prise, je retire, en évitant de l'exposer à la lumière, la feuille de l'éprouvette; je remplis celle-ci d'air atmosphérique normal et la reporte à l'obscurité après y avoir remplacé la feuille. CO^2 et O représentent les proportions en centièmes d'acide carbonique et d'oxygène contenus dans l'atmosphère où ont respiré les feuilles. L'analyse de l'air au début de chaque expérience a donné :

$$\begin{aligned}\text{CO}^2 &= 0 \\ \text{O} &= 20,76 \\ \text{Az} &= 79,24\end{aligned}$$

Bryonia dioica Jacq.

1 ^{re} prise (après 1/2 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 1,28$
	{	O = 19,11
2 ^e — (après 1/2 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 1,28$
	{	O = 18,89
3 ^e — (après 1 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 1,82$
	{	O = 18,14
4 ^e — (après 1 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 1,91$
	{	O = 18,09

Smyrnum Olusatrum L.

1 ^{re} prise (après 1/2 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 0,81$
	{	O = 19,70
2 ^e — (après 1/2 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 0,81$
	{	O = 19,70
3 ^e — (après 1 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 1,41$
	{	O = 19,06
4 ^e — (après 1 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 1,43$
	{	O = 19,09

Borrage officinalis L.

1 ^{re} prise (après 1 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 0,83$
	{	O = 19,68
2 ^e — (après 1 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 0,80$
	{	O = 19,72
3 ^e — (après 1 heure).....	{	$\text{CO}^2 = 0,74$
	{	O = 19,78

On voit immédiatement d'après ces chiffres que la fonction chlorophyllienne cesse dès que les feuilles sont soustraites à l'action de la lumière. Même après une demi-heure de séjour à l'obscurité, l'atmosphère des éprouvettes renferme des quantités appréciables d'acide carbonique, qui ne peut provenir que de la

respiration, puisque l'air initial n'en contient pas. Or, si l'assimilation chlorophyllienne s'exerçait, elle absorberait CO^2 au fur et à mesure de sa production et l'analyse n'en indiquerait pas. La diminution de l'oxygène dans l'atmosphère de la cloche montre bien aussi qu'ici l'assimilation chlorophyllienne cesse en même temps que la cause qui la produit.

Il ne m'appartient pas ici de rechercher si dans les expériences de Kimpflin cette fonction a continué à s'exercer pendant plusieurs heures en l'absence de la lumière, ou quelles peuvent être les causes d'erreurs, en particulier les températures élevées qui devaient exister dans ses appareils, qui ont amené l'auteur à formuler cette conclusion; il faudrait, pour cela, recommencer les expériences, en se plaçant dans les mêmes conditions; ceci sort du cadre de mes recherches, il me suffit de savoir que, dans les conditions où je me suis placé, la respiration seule entre en jeu à l'obscurité.

CHAPITRE III

RESPIRATION NORMALE

Ce chapitre est consacré à l'étude comparée de la respiration dans l'air des différents organes végétatifs (racine, limbe, pétiole, tige, phyllode, cladode, vrille). Je représente par p le poids frais, exprimé en grammes, des organes soumis à l'expérience, par v le volume initial en centimètres cubes, jaugé à l'avance, de l'atmosphère confinée, par t la température, et par d la durée de l'expérience en heures.

Thrincia tuberosa DC.

Air atmosphérique		$\text{CO}^2 = 0$	$\text{O} = 20,80$	$\text{Az} = 79,20$
3 limbes cueillis sur le même pied, avant l'apparition des fleurs.				
	$p = 4,350$	$v = 45$	$t^{\circ} = 15$	$d = 4$
Volume initial.....		343,5		
Vol. après abs. par KOH.....		330,4	CO^2 gramme heure = 0,088	
CO^2		13,1		
CO^2 p. 100.....		3,81		
Volume initial.....		325,2		
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.....		260,9	O gramme heure = 0,118.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$		64,3		

CO ² + O p. 100.....	19,77	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,74.$
O absorbé p. 100.....	5,11	
5 racines tuberculeuses, prises sur le même pied.		
$p=2,216$ $v=45$ $t^0=15$ $d=4$		
Volume initial.....	365,2	
Vol. après abs. par KOH.....	362,0	CO ² gramme heure=0,041.
CO ²	3,2	
CO ² p. 100.....	0,87	
Volume initial.....	336,0	
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.	266,5	O gramme heure=0,048.
CO ² + O.....	69,5	
CO ² + O p. 100.....	20,68	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,85.$
O absorbé p. 100.....	1,00	

Oxalis cernua Thunbg.

Espèce charnue, sans tige aérienne, à rhizomes assez longs.

Air atmosphérique CO²=O O=20,80 Az=79,20

3 limbes situés côte à côte cueillis pendant la floraison.

$p=0,7695$ $v=25$ $t^0=15 \frac{1}{2}$ $d=4$		
Volume initial.....	364,5	
Vol. après abs. par KOH.....	360,0	CO ² gramme heure=0,085.
CO ²	4,5	
CO ² p. 100.....	1,09	
Volume initial.....	362,9	
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.	287,5	O gramme heure=0,088.
CO ² + O.....	75,4	
CO ² + O p. 100.....	20,77	$\frac{\text{CO}}{\text{O}} = 0,96.$
O absorbé p. 100.....	1,13	

3 pétioles allongés, correspondant aux limbes mis en expérience.

$p=1,501$ $v=25$ $t^0=15 \frac{1}{2}$ $d=4$		
Volume initial.....	349,8	
Vol. après abs. par KOH.....	343,0	CO ² gramme heure=0,075.
CO ²	6,8	
CO ² p. 100.....	1,94	
Volume initial.....	336,9	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	264,9	O gramme heure=0,047.
CO ² + O.....	72,0	
CO ² + O p. 100.....	21,37	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,57.$
O absorbé p. 100.....	1,23	

Rhizome appartenant au même individu que les feuilles.

$p=1,522$ $v=25$ $t^0=15 \frac{1}{2}$ $d=4$		
Volume initial.....	337,3	
Vol. après abs. par KOH.....	332,9	CO ² gramme heure=0,050.
CO ²	4,4	
CO ² p. 100.....	1,30	

Volume initial.....	361,6	
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.	<u>285,8</u>	O gramme heure = 0,043.
CO ² + O.....	75,8	
CO ² + O p. 100.....	20,96	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,18.$
O absorbé p. 100.....	1,10	

***Oxalis corniculata* L.**

Espèce à tiges couchées et à feuilles pourvues de courts pétioles.

Air atmosphérique CO²=O O=20,80 Az=79,20

5 limbes cueillis sur le même pied en fleurs.

$p=0,362$ $v=10$ $t^0=15-15\frac{1}{2}$ $d=4$

Volume initial.....	349,1	
Vol. après abs. par KOH.....	<u>338,2</u>	CO ² gramme heure = 0,207.
CO ²	10,9	
CO ² p. 100.....	3,12	
Volume initial.....	356,3	
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	<u>283,8</u>	O gramme heure = 0,246.
CO ² + O.....	72,5	
CO ² + O p. 100.....	20,34	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,84.$
O absorbé p. 100.....	3,70	

5 pétioles correspondant aux limbes précédents.

$p=0,123$ $v=10$ $t^0=15-15\frac{1}{2}$ $d=4$

Volume initial.....	397,9	
Vol. après abs. par KOH.....	<u>395,0</u>	CO ² gramme heure = 0,146.
CO ²	2,9	
CO ² p. 100.....	0,73	
Volume initial.....	362,2	
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	<u>287,0</u>	O gramme heure = 0,156.
CO ² + O.....	75,2	
CO ² + O p. 100.....	20,76	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,93.$
O absorbé p. 100.....	0,78	

Tige. — J'ai prélevé sur la plante, la partie de la tige qui supporte les feuilles mises en expérience.

$p=0,469$ $v=10$ $t^0=15-15\frac{1}{2}$ $d=4$

Volume initial.....	360,9	
Vol. après abs. par KOH.....	<u>349,9</u>	CO ² gramme heure = 0,154.
CO ²	11,0	
CO ² p. 100.....	3,04	
Volume initial.....	353,5	
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	<u>280,2</u>	O gramme heure = 0,159.
CO ² + O.....	73,3	
CO ² + O p. 100.....	20,73	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,97.$
O absorbé p. 100.....	3,12	

Racines très minces, filamenteuses.

$p=0,170$ $v=10$ $t^0=15-15\frac{1}{2}$ $d=4$

Volume initial.....	360,5	
Vol. après abs. par KOH.....	356,8	CO ² gramme heure=0,147.
CO ²	3,7	
CO ² p. 100.....	1,02	
Volume initial.....	370,1	
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.....	293,1	O gramme heure=0,147.
CO ² +O.....	77,0	
CO ² +O p. 100.....	20,80	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1.$
O absorbé p. 100.....	1,02	

Mesembryanthemum nodiflorum L.Air atmosphérique CO²=O O=20,80 Az=79,20

6 feuilles, sessiles, situées côte à côte, très charnues, cueillies avant l'apparition des fleurs.

$p=10,762$	$v=125$	$t^o=15 \frac{1}{2}$	$d=4$
Volume initial.....	370,3		
Vol. après abs. par KOH.....	365,9	CO ² gramme heure=0,031.	
CO ²	4,4		
CO ² p. 100.....	1,18		
Volume initial.....	315,2		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	250,1	O. gramme heure=0,036.	
CO ² +O.....	65,1		
CO ² +O p. 100.....	20,65	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,86.$	
O absorbé p. 100.....	1,36		

Tige rampante, peu charnue.

$p=8,186$	$v=125$	$t^o=15 \frac{1}{2}$	$d=4$
Volume initial.....	358,9		
Vol. après abs. par KOH.....	354,9	CO ² gramme heure=0,039.	
CO ²	4,0		
CO ² p. 100.....	1,11		
Volume initial.....	342,6		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	271,3	O gramme heure=0,039.	
CO ² +O.....	71,3		
CO ² +O p. 100.....	20,81	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,00.$	
O absorbé p. 100.....	1,10		

Rumex Acetosa L. (ne portant pas encore de fleurs).Air atmosphérique CO²=O O=20,80 Az=79,20

4 limbes.

$p=5,700$	$v=45$	$t^o=17 \frac{1}{2}$	$d=2$
Volume initial.....	386,0		
Vol. après abs. par KOH.....	361,7	CO ² gramme heure=0,216.	
CO ²	24,3		
CO ² p. 100.....	6,29		
Volume initial.....	380,1		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	306,8	O gramme heure=0,282.	
CO ² +O.....	73,3		

CO ² + O p. 100.....	19,28	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,76.$
O absorbé p. 100.....	8,20	
<i>4 pétioles correspondant aux limbes précédents.</i>		
<i>p</i> = 3,168 <i>v</i> = 25 <i>t</i> ^o = 17 1/2 <i>d</i> = 2		
Volume initial.....	409,8	
Vol. après abs. par KOH.....	396,1	CO ² gramme heure = 0,115.
CO ²	13,7	
CO ² p. 100.....	3,34	
Volume initial.....	379,1	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	301,6	O gramme heure = 0,130.
CO ² + O.....	77,5	
CO ² + O p. 100.....	20,44	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,88.$
O absorbé p. 100.....	3,79	

Oxalis stricta L. (portant des fruits).

Air atmosphérique	CO ² = O	O = 20,80	Az = 79,20
<i>12 limbes.</i>			
<i>p</i> = 0,745 <i>v</i> = 15 <i>t</i> ^o = 17 <i>d</i> = 2 1/2			
Volume initial.....	388,7		
Vol. après abs. par KOH.....	379,1	CO ² gramme heure = 0,189.	
CO ²	9,6		
CO ² p. 100.....	2,47		
Volume initial.....	386,5		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	307,3	O gramme heure = 0,219.	
CO ² + O.....	79,2		
CO ² + O p. 100.....	20,49	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,86.$	
O absorbé p. 100.....	2,86		
<i>12 pétioles détachés des limbes précédents.</i>			
<i>p</i> = 0,230 <i>v</i> = 10 <i>t</i> ^o = 17 <i>d</i> = 2 1/2			
Volume initial.....	387,3		
Vol. après abs. par KOH.....	384,0	CO ² gramme heure = 0,144.	
CO ²	3,3		
CO ² p. 100.....	0,85		
Volume initial.....	388,7		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	307,7	O gramme heure = 0,138.	
CO ² + O.....	81,0		
CO ² + O p. 100.....	20,83	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,03.$	
O absorbé p. 100.....	0,82		
<i>Tige.</i>			
<i>p</i> = 0,560 <i>v</i> = 10 <i>t</i> ^o = 17 <i>d</i> = 2 1/2			
Volume initial.....	403,0		
Vol. après abs. par KOH.....	394,7	CO ² gramme heure = 0,138.	
CO ²	8,3		
CO ² p. 100.....	2,05		
Volume initial.....	395,9		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	313,6	O gramme heure = 0,139.	
CO ² + O.....	82,3		

$\text{CO}^2 + \text{O p. 100} \dots\dots\dots$	20,78	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,99.$
$\text{O absorbé p. 100} \dots\dots\dots$	2,07	

Mercurialis annua L.

Air atmosphérique		$\text{CO}^2 = \text{O}$	$\text{O} = 20,80$	$\text{Az} = 79,20$
8 limbes prélevés sur le même pied en fleurs.				
$p = 5,700$	$v = 45$	$t = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$	
Volume initial.....		388,1		
Vol. après abs. par KOH.....		364,9	CO^2 gramme heure = 0,102.	
$\text{CO}^2 \dots\dots\dots$		23,2		
$\text{CO}^2 \text{ p. 100} \dots\dots\dots$		5,97		
Volume initial.....		345,2		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		279,3	O gramme heure = 0,138.	
$\text{CO}^2 + \text{O} \dots\dots\dots$		65,9		
$\text{CO}^2 + \text{O p. 100} \dots\dots\dots$		19,09	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,73.$	
$\text{O absorbé p. 100} \dots\dots\dots$		8,11		
8 pétioles correspondant aux limbes précédents.				
$p = 1,215$	$v = 25$	$t = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$	
Volume initial.....		343,3		
Vol. après abs. par KOH.....		337,2	CO^2 gramme heure = 0,086.	
$\text{CO}^2 \dots\dots\dots$		6,1		
$\text{CO}^2 \text{ p. 100} \dots\dots\dots$		1,77		
Volume initial.....		280,6		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		222,3	O gramme heure = 0,088.	
$\text{CO}^2 + \text{O} \dots\dots\dots$		58,3		
$\text{CO}^2 + \text{O p. 100} \dots\dots\dots$		20,77	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,97.$	
$\text{O absorbé p. 100} \dots\dots\dots$		1,81		

Tige.

$p = 7,700$	$v = 125$	$t = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$	
Volume initial.....		307,1		
Vol. après abs. par KOH.....		302,5	CO^2 gramme heure = 0,056.	
$\text{CO}^2 \dots\dots\dots$		4,6		
$\text{CO}^2 \text{ p. 100} \dots\dots\dots$		1,49		
Volume initial.....		301,2		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		239,3	O gramme heure = 0,068.	
$\text{CO}^2 + \text{O} \dots\dots\dots$		61,9		
$\text{CO}^2 + \text{O p. 100} \dots\dots\dots$		20,55	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,82.$	
$\text{O absorbé p. 100} \dots\dots\dots$		1,80		

Racine.

$p = 5,07$	$v = 45$	$t = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$	
Volume initial.....		323,7		
Vol. après abs. par KOH.....		307,9	CO^2 gramme heure = 0,047.	
$\text{CO}^2 \dots\dots\dots$		15,8		
$\text{CO}^2 \text{ p. 100} \dots\dots\dots$		4,88		
Volume initial.....		333,5		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		266,5	O gramme heure = 0,057.	
$\text{CO}^2 + \text{O} \dots\dots\dots$		67,0		

CO ² + O p. 100	20,08	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,84.$
O absorbé p. 100	5,78	

Polygonum Persicaria L.

Air atmosphérique	CO ² = 0	O = 20,80	Az = 79,20
8 limbes coupés pendant la floraison.			
p = 3,152	v = 45	t° = 16	d = 2
Volume initial.....	394,3		
Vol. après abs. par KOH.....	383,8	CO ² gramme heure = 0,176.	
CO ²	10,5		
CO ² p. 100.....	2,66		
Volume initial.....	398,3		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	318,1	O gramme heure = 0,241.	
CO ² + O.....	80,2		
CO ² + O p. 100.....	20,13	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,73.$	
O absorbé p. 100.....	3,50		
Tige, partie correspondant aux limbes mis en expérience.			
p = 2,265	v = 25	t° = 16	d = 2
Volume initial.....	409,3		
Vol. après abs. par KOH.....	403,6	CO ² gramme heure = 0,069.	
CO ²	5,7		
CO ² p. 100.....	1,39		
Volume initial.....	401,4		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	318,8	O gramme heure = 0,084.	
CO ² + O.....	82,6		
CO ² + O p. 100.....	20,57	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,82.$	
O absorbé p. 100.....	1,68		

Fumaria capreolata L.

Air atmosphérique	CO ² = 0	O = 20,80	Az = 79,20
16 limbes, recueillis pendant la floraison sur 4 pieds poussant côte à côte.			
p = 1,595	v = 25	t° = 15 1/2	d = 4
Volume initial.....	353,5		
Vol. après abs. par KOH.....	332,9	CO ² gramme heure = 0,213.	
CO ²	20,6		
CO ² p. 100.....	5,82		
Volume initial.....	321,3		
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.	256,2	O gramme heure = 0,239.	
CO ² + O.....	65,1		
CO ² + O p. 100.....	20,26	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,89.$	
O absorbé p. 100.....	6,50		
16 pétioles correspondant aux limbes précédents.			
p = 0,336	v = 10	t° = 15 1/2	d = 4
Volume initial.....	327,0		
Vol. après abs. par KOH.....	319,5	CO ² gramme heure = 0,164.	
CO ²	7,5		

CO ² p. 100.....	2,29	
Volume initial.....	317,5	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	251,4	O gramme heure = 0,164.
CO ² + O.....	66,1	
CO ² + O p. 100.....	20,81	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,00.$
O absorbé p. 100.....	2,28	
<i>Tige</i> , 4 fragments prélevés sur chacun des pieds qui a fourni les feuilles.		
$p = 4,100$	$v = 45$	$t^o = 15 \frac{1}{2}$ $d = 4$
Volume initial.....	378,2	
Vol. après abs. par KOH.....	364,7	CO ² gramme heure = 0,088.
CO ²	13,5	
CO ² p. 100.....	3,56	
Volume initial.....	305,2	
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	242,8	O gramme heure = 0,100.
CO ² + O.....	62,4	
CO ² + O p. 100.....	20,44	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,88.$
O absorbé.....	4,01	
<i>4 racines</i> appartenant aux individus qui ont fourni les feuilles et la tige.		
$p = 1,455$	$v = 25$	$t^o = 15 \frac{1}{2}$ $d = 4$
Volume initial.....	364,0	
Vol. après abs. par KOH.....	355,2	CO ² gramme heure = 0,097.
CO ²	8,8	
CO ² p. 100.....	2,41	
Volume initial.....	293,3	
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	232,9	O gramme heure = 0,107.
CO ² + O.....	60,4	
CO ² + O p. 100.....	20,59	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,90.$
O absorbé p. 100.....	2,67	

Geranium Robertianum L.

Air atmosphérique CO ² = 0 O = 20,80 Az = 79,20			
6 <i>limbes</i> pris sur la même plante, avant l'apparition des fleurs.			
$p = 4,772$	$v = 45$	$t^o = 18$	$d = 4 \frac{1}{2}$
Volume initial.....	373,1		
Vol. après abs. par KOH.....	345,3	CO ² gramme heure = 0,139.	
CO ²	27,8		
CO ² p. 100.....	7,45		
Volume initial.....	323,2		
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	263,2	O gramme heure = 0,193.	
CO ² + O.....	60,0		
CO ² + O p. 100.....	18,56	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,72.$	
O absorbé p. 100.....	10,27		
6 <i>pétioles</i> détachés des limbes précédents.			
$p = 4,680$	$v = 45$	$t^o = 18$	$d = 4 \frac{1}{2}$

Volume initial.....	357,7	
Vol. après abs. par KOH.....	349,4	CO ² gramme heure = 0,044.
CO ²	8,3	
CO ² p. 100.....	2,32	
Volume initial.....	349,1	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	277,1	O gramme heure = 0,048.
CO ² + O.....	72,0	
CO ² + O p. 100.....	20,62	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,91.$
O absorbé p. 100.....	2,54	

Tige.

$p = 7,950$	$v = 125$	$t^o = 18$	$d = 4 \frac{1}{2}$
Volume initial.....	325,9		
Vol. après abs. par KOH.....	319,4	CO ² gramme heure = 0,065.	
CO ²	6,5		
CO ² p. 100.....	1,99		
Volume initial.....	350,9		
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	278,2	O gramme heure = 0,068.	
CO ² + O.....	72,7		
CO ² + O p. 100.....	20,71	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,94.$	
O absorbé p. 100.....	2,10		

Racine.

$p = 4,480$	$v = 45$	$t^o = 18$	$d = 4 \frac{1}{2}$
Volume initial.....	361,7		
Vol. après abs. par KOH.....	343,0	CO ² gramme heure = 0,103.	
CO ²	18,7		
CO ² p. 100.....	5,17		
Volume initial.....	339,2		
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	270,9	O gramme heure = 0,120.	
CO ² + O.....	68,3		
CO ² + O p. 100.....	20,13	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,86.$	
O absorbé p. 100.....	6,01		

***Urtica membranacea* Poir.**Air atmosphérique CO² = O O = 20,80 Az = 79,20

6 limbes recueillis sur le même pied, avant l'apparition des fleurs.

$p = 4,590$	$v = 45$	$t^o = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	329,5		
Vol. après abs. par KOH.....	313,2	CO ² gramme heure = 0,108.	
CO ²	16,3		
CO ² p. 100.....	4,94		
Volume initial.....	382,6		
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	309,5	O gramme heure = 0,156.	
CO ² + O.....	73,1		
CO ² + O p. 100.....	19,10	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,69.$	
O absorbé p. 100.....	7,07		

6 pétioles.

$p=1,64$	$v=25$	$t^o=18$	$d=4$
Volume initial.....	353,5		
Vol. après abs. par KOH.....	348,6	CO^2 gramme heure = 0,069	
CO^2	6,9		
CO^2 p. 100.....	1,94		
Volume initial.....	345,7		
Vol. après abs. par pyrog. KOH.....	274,7	O gramme heure = 0,081.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	71,0		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,53	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,85.$	
O absorbé p. 100.....	2,28		

Tige.

$p=10,560$	$v=125$	$t^o=18$	$d=4$
Volume initial.....	389,2		
Vol. après abs. par KOH.....	376,4	CO^2 gramme heure = 0,088.	
CO^2	12,8		
CO^2 p. 100.....	3,28		
Volume initial.....	333,4		
Vol. après abs. par pyrog. KOH.....	265,1	O gramme heure = 0,100.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	68,3		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,48	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,88.$	
O absorbé p. 100.....	3,68		

Racine.

$p=13,440$	$v=125$	$t^o=18$	$d=4$
Volume initial.....	364,1		
Vol. après abs. par KOH.....	355,8	CO^2 gramme heure = 0,047.	
CO^2	8,3		
CO^2 p. 100.....	2,28		
Volume initial.....	357,4		
Vol. après abs. par pyrog. KOH.....	284,1	O gramme heure = 0,054.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	73,3		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,50	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,86.$	
O absorbé p. 100.....	2,65		

Malva parviflora L.

Air atmosphérique $\text{CO}^2 = 0,19$ $\text{O} = 20,61$ $\text{Az} = 79,20.$

6 limbes, cueillis avant l'apparition des fleurs sur deux pieds situés à côté l'un de l'autre.

$p=3,357$	$v=45$	$t^o=18$	$d=4$
Volume initial.....	343,1		
Vol. après abs. par KOH.....	307,1	CO^2 gramme heure = 0,319.	
CO^2	36,0		
CO^2 dégagé p. 100.....	10,30		
Volume initial.....	303,0		
Vol. après abs. par pyrog. KOH.....	245,0	O gramme heure = 0,377.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	58,0		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	19,14	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,84.$	

O absorbé p. 100.....	12,18		
<i>6 pétioles.</i>			
$p=2,62$	$v=45$	$t^{\circ}=18$	$d=4$
Volume initial.....	368,4		
Vol. après abs. par KOH.....	360,4	CO^2 gramme heure = 0,081.	
CO ²	8,0		
CO ² dégagé p. 100.....	1,98		
Volume initial.....	316,1		
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	251,0	O gramme heure = 0,084.	
CO ² + O.....	65,1		
CO ² + O p. 100.....	20,59	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,97.$	
O absorbé p. 100.....	2,04		
<i>Tige, 2 fragments prélevés sur chacun des pieds qui a fourni les feuilles.</i>			
$p=5,132$	$v=45$	$t^{\circ}=18$	$d=4$
Volume initial.....	332,9		
Vol. après abs. par KOH.....	315,6	CO^2 gramme heure = 0,097.	
CO ²	17,3		
CO ² dégagé p. 100.....	5,00		
Volume initial.....	335,8		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	268,7	O gramme heure = 0,114.	
CO ² + O.....	67,1		
CO ² + O p. 100.....	19,98	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,85.$	
O absorbé p. 100.....	5,84		
<i>2 racines appartenant aux deux individus précédents.</i>			
$p=3,980$	$v=45$	$t^{\circ}=18$	$d=4$
Volume initial.....	332,5		
Vol. après abs. par KOH.....	320,9	CO^2 gramme heure = 0,084.	
CO ²	11,6		
CO ² dégagé p. 100.....	3,29		
Volume initial.....	365,5		
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	291,9	O gramme heure = 0,101.	
CO ² + O.....	73,6		
CO ² + O p. 100.....	20,13	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,83.$	
O absorbé p. 100.....	3,94		

***Spiræa opulifolia* L.**

Air atmosphérique	CO ² = 0	O = 20,80	Az = 79,20
<i>4 limbes, pris à environ 1 mètre du sommet de 2 rameaux voisins.</i>			
$p=3,388$	$v=45$	$t^{\circ}=17$	$d=2 \frac{1}{2}$
Volume initial.....	366,8		
Vol. après abs. par KOH.....	352,7	CO^2 gramme heure = 0,160.	
CO ²	14,1		
CO ² p. 100.....	3,84		
Volume initial.....	382,5		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	307,0	O gramme heure = 0,246.	
CO ² + O.....	75,5		

CO ² + O p. 100.....	19,73	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,65.$
O absorbé p. 100.....	5,90	
<i>4 pétioles.</i>		
$p = 0,348$ $v = 10$ $t^{\circ} = 17$ $d = 2 \frac{1}{2}$		
Volume initial.....	402,9	
Vol. après abs. par KOH.....	398,7	CO ² gramme heure = 0,115.
CO ²	4,2	
CO ² p. 100.....	1,04	
Volume initial.....	425,3	
Vol. après abs. par pyrog. KOH.....	338,2	O gramme heure = 0,161.
CO ² + O.....	87,1	
CO ² + O p. 100.....	20,47	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,71.$
O absorbé p. 100.....	1,45	

Bryonia dioica Jacq.

Air atmosphérique	CO ² = 0,20	O = 20,60	Az = 79,20
8 limbes prélevés sur la même plante, avant l'apparition des fleurs.			
$p = 5,115$ $v = 45$ $t^{\circ} = 17 \frac{1}{2}$ $d = 4$			
Volume initial.....	343,0		
Vol. après abs. par KOH.....	319,0	CO ² gramme heure = 0,132.	
CO ²	24,0		
CO ² dégagé p. 100.....	6,79		
Volume initial.....	346,3		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	284,7	O gramme heure = 0,203.	
CO ² + O.....	61,6		
CO ² + O p. 100.....	17,78	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,65.$	
O absorbé p. 100.....	10,39		
8 pétioles.			
$p = 0,905$ $v = 15$ $t^{\circ} = 17 \frac{1}{2}$ $d = 4$			
Volume initial.....	360,9		
Vol. après abs. par KOH.....	351,2	CO ² gramme heure = 0,094.	
CO ²	9,7		
CO ² dégagé p. 100... ..	2,48		
Volume initial.....	254,2		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	202,4	O gramme heure = 0,108.	
CO ² + O.....	51,8		
CO ² + O p. 100.....	20,37	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,87.$	
O absorbé p. 100.....	2,82		
8 vrilles.			
$p = 0,741$ $v = 15$ $t^{\circ} = 17 \frac{1}{2}$ $d = 4$			
Volume initial.....	355,2		
Vol. après abs. par KOH.....	346,1	CO ² gramme heure = 0,113.	
CO ²	9,1		
CO ² dégagé p. 100.....	2,36		

Volume initial.....	281,4	
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	223,2	O gramme heure = 0,410.
CO ² + O.....	58,2	
CO ² + O p. 100.....	20,68	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,02.$
O absorbé p. 100.....	2,31	
<i>Tige aérienne grimpante.</i>		
$p = 3,449$ $v = 45$	$t^{\circ} = 17 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	321,1	
Vol. après abs. par KOH.....	311,3	CO ² gramme heure = 0,085.
CO ²	9,8	
CO ² dégagé p. 100.....	2,85	
Volume initial.....	339,3	
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	270,0	O gramme heure = 0,093.
CO ² + O.....	69,3	
CO ² + O p. 100....	20,42	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,91.$
O absorbé p. 100.....	3,12	
<i>Tiges souterraine.</i>		
$p = 3,340$ $v = 45$	$t^{\circ} = 17 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	308,9	
Vol. après abs. par KOH.....	302,3	CO ² gramme heure = 0,060.
CO ²	6,6	
CO ² dégagé p. 100.....	1,93	
Volume initial.....	351,9	
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	279,4	O gramme heure = 0,061.
CO ² + O.....	72,5	
CO ² + O p. 100.....	20,60	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,97.$
O absorbé p. 100.....	1,98	
<i>1 racine tuberculeuse, coupée à l'extrémité du rhizome précédent.</i>		
$p = 11,955$ $v = 125$	$t^{\circ} = 17 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	329,0	
Vol. après abs. par KOH.....	326,2	CO ² gramme heure = 0,015.
CO ²	2,8	
CO ² dégagé p. 100.....	0,65	
Volume initial.....	365,4	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	290,2	O gramme heure = 0,017.
CO ² + O.....	75,2	
CO ² + O p. 100.....	20,58	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,90.$
O absorbé p. 100.....	0,72	

Rumex pulcher L.

Air atmosphérique CO ² = O O = 20,80 Az = 79,20			
<i>3 limbes pris sur le même pied en fleurs.</i>			
$p = 6,245$ $v = 125$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$	
Volume initial.....	292,2		
Vol. après abs. par KOH.....	283,1	CO ² gramme heure = 0,147.	
CO ²	9,1		

CO ² p. 100.....	3,11	
Volume initial.....	368,8	
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.	294,8	O gramme heure = 0,193.
CO ² + O.....	74,0	
CO ² + O p. 100.....	20,06	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,76.$
O absorbé p. 100.....	4,04	

3 pétioles.

$p = 2,782$	$v = 25$	$t^o = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	308,2		
Vol. après abs. par KOH.....	303,0	CO ² gramme heure = 0,033.	
CO ²	5,2		
CO ² p. 100.....	1,68		
Volume initial.....	325,8		
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.	259,1	O gramme heure = 0,041.	
CO ² + O.....	66,7		
CO ² + O p. 100.....	20,47	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,80.$	
O absorbé p. 100.....	2,09		

Tige.

$p = 10,050$	$v = 125$	$t^o = 17$	$d = 4.$
Volume initial.....	322,0		
Vol. après abs. par KOH.....	308,6	CO ² gramme heure = 0,118.	
CO ²	13,4		
CO ² dégagé p. 100.....	4,16		
Volume initial.....	336,1		
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.	268,1	O gramme heure = 0,138.	
CO ² + O.....	68,0		
CO ² + O p. 100.....	20,23	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,85.$	
O absorbé p. 100.....	4,88		

Borrago officinalis L.Air atmosphérique CO² = O O = 20,80 Az = 79,20

5 limbes recueillis, avant l'apparition des fleurs, sur deux pieds poussant côte à côte.

$p = 5,875$	$v = 45$	$t^o = 19$	$d = 5$
Volume initial.....	354,0		
Vol. après abs. par KOH.....	335,6	CO ² gramme heure = 0,069.	
CO ²	18,4		
CO ² p. 100.....	5,19		
Volume initial.....	315,1		
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.	256,3	O gramme heure = 0,106.	
CO ² + O.....	58,8		
CO ² + O p. 100.....	18,66	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,65.$	
O absorbé p. 100.....	7,89		

5 pétioles.

$p = 1,812$	$v = 15$	$t^o = 19$	$d = 5$
Volume initial.....	400,2		
Vol. après abs. par KOH.....	389,0	CO ² gramme heure = 0,037.	
CO ²	11,2		

CO ² p. 100.....	2,79	
Volume initial.....	348,5	
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.	278,2	O gramme heure = 0,048.
CO ² + O.....	70,3	
CO ² + O p. 100.....	20,17	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,77.$
O absorbé p. 100.....	3,58	

Tige.

$p = 3,883$	$v = 45$	$t^o = 19$	$d = 5$
Volume initial.....	368,4		
Vol. après abs. par KOH.....	357,7	CO ² gramme heure = 0,061.	
CO ²	10,7		
CO ² p. 100.....	2,90		
Volume initial.....	326,1		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	260,0	O gramme heure = 0,075.	
CO ² + O.....	66,1		
CO ² + O p. 100.....	20,26	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,81.$	
O absorbé p. 100.....	3,58		

2 racines.

$p = 3,970$	$v = 45$	$t^o = 19$	$d = 5$
Volume initial.....	326,2		
Vol. après abs. par KOH.....	319,0	CO ² gramme heure = 0,045.	
CO ²	7,2		
CO ² p. 100.....	2,20		
Volume initial.....	377,7		
Vol. après abs. par pyrog. de KOH.	301,0	O gramme heure = 0,058.	
CO ² + O.....	76,7		
CO ² + O p. 100.....	20,30	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,77.$	
O absorbé p. 100.....	2,83		

Raphanus Raphanistrum L.

Air atmosphérique	CO ² = 0,10	O = 20,70	Az = 79,20
4 limbes pris sur le même pied, avant l'apparition des fleurs.			
$p = 11,782$	$v = 125$	$t^o = 19 \frac{1}{2}$	$d = 4.$
Volume initial.....	396,4		
Vol. après abs. par KOH.....	373,9	CO ² gramme heure = 0,133.	
CO ²	22,5		
CO ² dégagé p. 100.....	5,57		
Volume initial.....	346,3		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	280,2	O gramme heure = 0,183.	
CO ² + O.....	66,1		
CO ² + O p. 100.....	19,08	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,73.$	
O absorbé p. 100.....	7,63		

4 pétioles.

$p = 8,070$	$v = 122$	$t^o = 19 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	343,4		
Vol. après abs. par KOH.....	337,0	CO ² gramme heure = 0,062.	
CO ²	6,4		

CO ² dégagé p. 100.....	1,76	
Volume initial.....	315,5	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	250,8	O gramme heure = 0,072.
CO ² + O.....	64,7	
CO ² + O p. 100.....	20,50	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,86.$
O absorbé p. 100.....	2,03	

Tige.

$p = 10,420$	$v = 125$	$t^0 = 19 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	347,9		
Vol. après abs. par KOH.....	334,2	CO ² gramme heure = 0,105.	
CO ²	13,7		
CO ² dégagé p. 100.....	3,83		
Volume initial.....	358,1		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	285,5	O gramme heure = 0,120.	
CO ² + O.....	72,6		
CO ² + O p. 100.....	20,27	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,87.$	
O absorbé p. 100.....	4,39		

Racine.

$p = 11,410$	$v = 125$	$t^0 = 19 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	349,6		
Vol. après abs. par KOH.....	332,4	CO ² gramme heure = 0,119.	
CO ²	17,2		
CO ² dégagé p. 100.....	4,81		
Volume initial.....	316,5		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	252,7	O gramme heure = 0,137.	
CO ² + O.....	63,8		
CO ² + O p. 100.....	20,16	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,87.$	
O absorbé p. 100.....	5,51		

Stachys hirta L.Air atmosphérique CO² = 0 O = 20,80 Az = 79,20

7 limbes pris sur le même pied en fleurs.

$p = 3,640$	$v = 45$	$t^0 = 21$	$d = 4$
Volume initial.....	342,0		
Vol. après abs. par KOH.....	325,9	CO ² gramme heure = 0,133.	
CO ²	16,1		
CO ² dégagé p. 100.....	4,70		
Volume initial.....	377,8		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	302,6	O gramme heure = 0,166.	
CO ² + O.....	75,2		
CO ² + O p. 100.....	19,90	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,80.$	
O absorbé p. 100.....	5,83		

7 pétioles.

$p = 1,014$	$v = 15$	$t^0 = 21$	$d = 4$
Volume initial.....	306,0		
Vol. après abs. par KOH.....	301,0	CO ² gramme heure = 0,056.	
CO ²	5,0		

CO ² dégagé p. 100.....	1,63	
Volume initial.....	351,2	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	278,6	O gramme heure = 0,061.
CO ² + O.....	72,6	
CO ² + O p. 100.....	20,67	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,91.$
O absorbé p. 100.....	1,79	

Tige.

$p = 4,815$	$v = 45$	$t^o = 21$	$d = 4$
Volume initial.....	316,7		
Vol. après abs. par KOH.....	304,8	CO ² gramme heure = 0,098.	
CO ²	14,9		
CO ² dégagé p. 100.....	4,70		
Volume initial.....	335,8		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	268,8	O gramme heure = 0,121.	
CO ² + O.....	67,0		
CO ² + O p. 100.....	19,95	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,81.$	
O absorbé p. 100.....	5,77		

Racine.

$p = 3,170$	$v = 45$	$t^o = 21$	$d = 4$
Volume initial.....	379,9		
Vol. après abs. par KOH.....	366,3	CO ² gramme heure = 0,118.	
CO ²	13,6		
CO ² dégagé p. 100.....	3,58		
Volume initial.....	342,9		
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	273,8	O gramme heure = 0,145.	
CO ² + O.....	69,1		
CO ² + O p. 100.....	20,15	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,81.$	
O absorbé p. 100.....	4,39		

Potentilla reptans L.Air atmosphérique CO² = O O = 20,80 Az = 79,20

8 limbes pris sur deux pieds vivant côte à côte en fleurs.

$p = 1,940$	$v = 45$	$t^o = 20$	$d = 4$
Volume initial.....	325,4		
Vol. après abs. par KOH.....	306,4	CO ² gramme heure = 0,319.	
CO ²	18,7		
CO ² dégagé p. 100.....	5,75		
Volume initial.....	352,7		
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	287,0	O gramme heure = 0,476.	
CO ² + O.....	65,7		
CO ² + O p. 100.....	18,62	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,67.$	
O absorbé p. 100.....	8,50		

8 pétioles.

$p = 1,435$	$v = 25$	$t^o = 20$	$d = 4$
Volume initial.....	358,4		
Vol. après abs. par KOH.....	349,0	CO ² gramme heure = 0,107.	
CO ²	9,4		

CO ² dégagé p. 100.....	2,62	
Volume initial.....	355,9	
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	283,3	O gramme heure = 0,128.
CO ² + O.....	72,6	
CO ² + O p. 100.....	20,39	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,83.$
O absorbé p. 100.....	3,13	
<i>Tige</i> , 2 fragments prélevés sur chacun des pieds qui a fourni les feuilles.		
$p = 4,050$	$v = 45$	$t^o = 20$ $d = 4$
Volume initial.....	349,1	
Vol. après abs. par KOH.....	333,8	CO ² gramme heure = 0,110
CO ²	15,3	
CO ² dégagé p. 100.....	4,38	
Volume initial.....	334,8	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	267,5	O gramme heure = 0,132.
CO ² + O.....	67,3	
CO ² + O p. 100.....	20,10	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,83.$
O absorbé p. 100.....	5,26	

Ptelea trifoliata L.

Air atmosphérique		CO ² = O	O = 20,80	Az = 79,20
<i>3 folioles.</i>				
$p = 2,448$	$v = 25$	$t^o = 15$	$d = 2$	
Volume initial.....	377,2			
Vol. après abs. par KOH.....	369,3			CO ² gramme heure = 0,096.
CO ²	7,9			
CO ² dégagé p. 100.....	2,09			
Volume initial.....	449,1			
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	359,3			O gramme heure = 0,143.
CO ² + O.....	89,8			
CO ² + O p. 100.....	19,99			$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,67.$
O absorbé p. 100.....	3,11			
<i>3 pétioles.</i>				
$p = 0,450$	$v = 10$	$t^o = 15$	$d = 2$	
Volume initial.....	389,5			
Vol. après abs. par KOH.....	386,9			CO ² gramme heure = 0,070.
CO ²	2,6			
CO ² dégagé p. 100.....	0,66			
Volume initial.....	363,1			
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	288,3			O gramme heure = 0,097.
CO ² + O.....	74,8			
CO ² + O p. 100.....	20,60			$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,72.$
O absorbé p. 100.....	0,91			
<i>Tige.</i>				
$p = 3,480$	$v = 25$	$t^o = 15$	$d = 2$	
Volume initial.....	391,3			
Vol. après abs. par KOH.....	380,1			CO ² gramme heure = 0,077.
CO ²	11,2			

CO ² dégagé p. 100.....	2,86	
Volume initial.....	424,5	
Vol. après abs. par pyrog. KOH.	337,5	O gramme heure = 0,087.
CO ² + O.....	87,0	
CO ² + O p. 100.....	20,49	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,88.$
O absorbé p. 100.....	3,25	

Vicia sativa L.

Air atmosphérique	CO ² = 0	O = 20,80	Az = 79,20
<i>4 folioles coupées pendant la floraison.</i>			
<i>p</i> = 1,198	<i>v</i> = 15	<i>t</i> ^o = 18	<i>d</i> = 4
Volume initial.....	338,7		
Vol. après abs. par KOH.....	303,2	CO ² gramme heure = 0,301.	
CO ²	35,5		
CO ² dégagé p. 100.....	10,48		
Volume initial.....	328,9		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	269,6	O gramme heure = 0,402.	
CO ² + O.....	59,3		
CO ² + O p. 100.....	18,02	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,75.$	
O absorbé p. 100.....	13,93		

4 pétioles.

<i>p</i> = 0,445	<i>v</i> = 10	<i>t</i> ^o = 18	<i>d</i> = 4
Volume initial.....	316,4		
Vol. après abs. par KOH.....	306,5	CO ² gramme heure = 0,167.	
CO ²	9,9		
CO ² dégagé p. 100.....	3,12		
Volume initial.....	381,0		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	302,9	O gramme heure = 0,189.	
CO ² + O.....	78,1		
CO ² + O p. 100.....	20,49	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,88.$	
O absorbé p. 100.....	3,51		

Tige.

<i>p</i> = 1,382	<i>v</i> = 15	<i>t</i> ^o = 18	<i>d</i> = 4
Volume initial.....	350,8		
Vol. après abs. par KOH.....	329,5	CO ² gramme heure = 0,149.	
CO ²	21,3		
CO ² dégagé p. 100.....	6,07		
Volume initial.....	364,4		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	291,4	O gramme heure = 0,173.	
CO ² + O.....	73,0		
CO ² + O p. 100.....	20,03	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,86.$	
O absorbé p. 100.....	7,03		

4 vrilles.

<i>p</i> = 0,132	<i>v</i> = 4	<i>t</i> ^o = 18	<i>d</i> = 4
Volume initial.....	329,0		
Vol. après abs. par KOH.....	317,4	CO ² gramme heure = 0,257.	
CO ²	11,6		

CO ² dégagé p. 100.....	3,52	
Volume initial.....	342,6	
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	272,4	O gramme heure = 0,286.
CO ² + O	70,2	
CO ² + O p. 100.....	20,49	$\frac{CO^2}{O} = 0,90.$
O absorbé p. 100.....	3,91	

Spartium junceum L.

Air atmosphérique CO² = 0,47 O = 20,63 Az = 79,20

8 feuilles sessiles coupées avant l'apparition des fleurs.

$p = 0,849$ $v = 15$ $t^o = 17$ $d = 4$

Volume initial.....	327,3	
Vol. après abs. par KOH.....	313,3	CO ² gramme heure = 0,170.
CO ²	14,0	
CO ² dégagé p. 100.....	4,10	
Volume initial.....	339,0	
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	273,5	O gramme heure = 0,239.
CO ² + O.....	65,5	
CO ² + O p. 100.....	19,32	$\frac{CO^2}{O} = 0,71.$
O absorbé p. 100.....	5,77	

1 rameau, jonciforme, très vert, portant les feuilles précédentes.

$p = 3,173$ $v = 45$ $t^o = 17$ $d = 4$

Volume initial.....	355,3	
Vol. après abs. par KOH.....	337,4	CO ² gramme heure = 0,160.
CO ²	17,9	
CO ² dégagé p. 100.....	4,86	
Volume initial.....	362,2	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	290,7	O gramme heure = 0,200.
CO ² + O.....	71,5	
CO ² + O p. 100.....	19,74	$\frac{CO^2}{O} = 0,80.$
O absorbé p. 100.....	6,03	

Asparagus albus L.

Air atmosphérique CO² = 0 O = 20,80 Az = 79,20

Cladodes.

$p = 0,450$ $v = 10$ $t^o = 18$ $d = 4$

Volume initial.....	370,2	
Vol. après abs. par KOH.....	354,6	CO ² gramme heure = 0,223.
CO ²	15,6	
CO ² dégagé p. 100.....	4,21	
Volume initial.....	307,8	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	246,7	O gramme heure = 0,285.
CO ² + O.....	61,1	
CO ² + O p. 100.....	19,85	$\frac{CO^2}{O} = 0,78.$
O absorbé p. 100.....	5,40	

Tige, blanchâtre, épineuse.

$p = 0,345$	$v = 10$	$t^0 = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	345,6		
Vol. après abs. par KOH.....	340,0	CO^2 gramme heure = 0,113.	
CO^2	5,6		
CO^2 dégagé p. 100.....	1,62		
Volume initial.....	326,2		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	258,5	O gramme heure = 0,117.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	67,7		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,75	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,96.$	
O absorbé p. 100.....	1,68		

Acacia melanoxylon R. Br.Air atmosphérique $\text{CO}^2 = \text{O}$ $\text{O} = 20,80$ $\text{Az} = 79,20$ 6 *phyllodes* coupées avant l'apparition des fleurs.

$p = 1,967$	$v = 15$	$t^0 = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	349,9		
Vol. après abs. par KOH.....	324,7	CO^2 gramme heure = 0,119.	
CO^2	25,2		
CO^2 dégagé p. 100.	7,20		
Volume initial.....	354,8		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	291,1	O gramme heure = 0,180.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	63,7		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	17,95	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,66.$	
O absorbé p. 100.....	10,82		

Tige.

$p = 0,650$	$v = 10$	$t^0 = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	342,7		
Vol. après abs. par KOH.....	332,6	CO^2 gramme heure = 0,105	
CO^2	10,1		
CO^2 dégagé p. 100.....	2,94		
Volume initial.....	346,0		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	275,7	O gramme heure = 0,128.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	70,3		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,31	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,82.$	
O absorbé p. 100.....	3,55		

Ruscus hypophyllum L.Air atmosphérique $\text{CO}^2 = \text{O}$ $\text{O} = 20,80$ $\text{Az} = 79,20$ 4 *cladodes*, larges, de l'année précédente coupées avant l'apparition des fleurs.

$p = 1,762$	$v = 15$	$t^0 = 15$	$d = 4$
Volume initial.....	392,9		
Vol. après abs. par KOH.....	387,4	CO^2 gramme heure = 0,026.	
CO^2	5,5		
CO^2 dégagé p. 100.....	1,39		
Volume initial.....	414,8		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	332,3	O gramme heure = 0,047.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	82,5		

CO ² + O p. 100.....	49,88	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,55.$
O absorbé p. 100.....	2,55	
<i>Tige.</i>		
$p = 1,113$	$v = 15$	$t^0 = 15$ $d = 4$
Volume initial.....	394,9	
Vol. après abs. par KOH.....	392,7	CO ² gramme heure = 0,017.
CO ²	2,2	
CO ² dégagé p. 100.....	0,55	
Volume initial.....	386,4	
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	307,2	O gramme heure = 0,029.
CO ² + O.....	79,2	
CO ² + O p. 100.....	20,49	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,58.$
O absorbé p. 100.....	0,94	

Asplenium Adiantum-nigrum L.

Air atmosphérique	CO ² = O	O = 20,80	Az = 79,20
<i>Limbes dépourvus de sores.</i>			
$p = 1,425$	$v = 15$	$t^0 = 21$	$d = 4$
Volume initial.....	375,1		
Vol. après abs. par KOH.....	353,9	CO ² gramme heure = 0,134.	
CO ²	21,2		
CO ² dégagé p. 100.....	5,65		
Volume initial.....	364,0		
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	292,2	O gramme heure = 0,167.	
CO ² + O.....	71,8		
CO ² + O p. 100.....	19,72	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,80.$	
O absorbé p. 100.....	7,01		

Pétioles.

$p = 0,365$	$v = 15$	$t^0 = 21$	$d = 4$
Volume initial.....	322,9		
Vol. après abs. par KOH.....	320,2	CO ² gramme heure = 0,083.	
CO ²	2,7		
CO ² dégagé p. 100.....	0,83		
Volume initial.....	344,9		
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	273,7	O gramme heure = 0,102.	
CO ² + O.....	71,2		
CO ² + O p. 100.....	20,64	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,80.$	
O absorbé p. 100.....	1,03		

Equisetum maximum Lamk.

Air atmosphérique	CO ² = O	O = 20,80	Az = 79,20
<i>Rameaux courts chlorophylliens appartenant à 5 verticilles.</i>			
$p = 2,570$	$v = 25$	$t^0 = 21$	$d = 4$
Volume initial.....	362,7		
Vol. après abs. par KOH.....	331,4	CO ² gramme heure = 0,188.	
CO ²	31,3		

CO ² dégagé p. 100.....	8,63	
Volume initial.....	325,7	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	267,6	O gramme heure = 0,272.
CO ² + O.....	58,1	
CO ² + O p. 100.....	17,83	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,69.$
O absorbé p. 100.....	12,37	

Tige.

	$p = 2,287$	$v = 25$	$t^o = 21$	$d = 4$	
Volume initial.....			361,2		
Vol. après abs. par KOH.....			347,1		CO ² gramme heure = 0,096.
CO ²			14,1		
CO ² dégagé p. 100.....			3,90		
Volume initial.....			342,8		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..			274,1		O gramme heure = 0,120.
CO ² + O.....			68,7		
CO ² + O p. 100.....			20,04		$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,80.$
O absorbé p. 100.....			4,85		

Les expériences précédentes ont porté principalement sur les organes végétatifs aériens, ce n'est que dans certains cas que j'ai ajouté à cette étude celle de la racine. La comparaison de la respiration d'un limbe, pris à un état déterminé du développement, avec celles de son pétiole et de la partie de la tige qui porte la feuille, est assez rigoureuse puisqu'on expérimente sur des objets au même état de développement. La comparaison de la racine avec les organes précédents l'est beaucoup moins ; en effet, une racine entière peut être pourvue de radicelles nombreuses, c'est un organe qui comprend des parties très jeunes, s'accroissant encore, d'autres plus âgées, presque arrivées au terme du développement ; suivant la prédominance de l'une ou l'autre de ces parties, on observera, dans la respiration, des résultats très différents. Ceci explique peut-être, que, dans deux ou trois expériences, que je n'ai pas citées ici, j'ai obtenu pour la racine, un quotient respiratoire inférieur à celui du limbe. Pour éclaircir ces divergences j'ai fait de nouvelles expériences en comparant exclusivement la racine avec le limbe, que nous pouvons prendre comme point de repère, puisque nous savons qu'il possède, relativement aux autres organes végétatifs aériens, l'intensité respiratoire la plus forte et le quotient $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ le moins élevé.

Voici la description de ces expériences :

Cerinth aspera Roth

Air atmosphérique $\text{CO}^2 = 0$ $\text{O} = 20,73$ $\text{Az} = 79,27$

4 limbes, bien développés, cueillis sur le même pied, avant l'apparition des fleurs.

$p = 2,805$	$v = 25$	$t^0 = 15$	$d = 2$
Volume initial.....	391,6		
Vol. après abs. par KOH.....	385,3	CO^2 gramme heure = 0,063	
CO^2	6,3		
CO^2 dégagé p. 100.....	1,60		
Volume initial.....	391,8		
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	313,1	O gramme heure = 0,095	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	78,7		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,08	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,66.$	
O absorbé p. 100.....	2,41		

1 racine appartenant au même individu que les limbes précédents.

$p = 4,425$	$v = 25$	$t^0 = 15$	$d = 2$
Volume initial.....	390,7		
Vol. après abs. par KOH.....	381,2	CO^2 gramme heure = 0,056	
CO^2	9,5		
CO^2 dégagé p. 100.....	2,43		
Volume initial.....	391,6		
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	313,1	O gramme heure = 0,076.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	78,5		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,04	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,73.$	
O absorbé p. 100.....	3,29		

Achyranthes argentea Lamk.

Air atmosphérique $\text{CO}^2 = 0$ $\text{O} = 20,79$ $\text{Az} = 79,21$

8 limbes pris sur le même pied, un peu avant l'apparition des fleurs.

$p = 1,528$	$v = 20$	$t^0 = 15$	$d = 2 \frac{1}{2}$
Volume initial.....	393,0		
Vol. après abs. par KOH.....	385,3	CO^2 gramme heure = 0,094.	
CO^2	7,7		
CO^2 dégagé p. 100.....	1,95		
Volume initial.....	422,7		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	337,4	O gramme heure = 0,132.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	85,3		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,17	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,71.$	
O absorbé p. 100.....	2,73		

1 racine.

$p = 3,135$	$v = 25$	$t^0 = 15$	$d = 2 \frac{1}{2}$
Volume initial.....	395,1		
Vol. après abs. par KOH.....	388,4	CO^2 gramme heure = 0,047.	
CO^2	6,7		
CO^2 dégagé p. 100.....	1,69		

Volume initial.....	391,6	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	310,4	O gramme heure = 0,049.
CO ² + O.....	81,2	
CO ² + O p. 100.....	20,73	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,96.$
O absorbé p. 100.....	1,76	

Erodium moschatum L'Hérit.Air atmosphérique CO² = O O = 20,76 Az = 79,24

15 limbes, bien développés, pris sur 4 pieds pendant la floraison.

 $p = 0,856$ $v = 10$ $t^0 = 15$ $d = 1 \frac{1}{4}$

Volume initial.....	390,5	
Vol. après abs. par KOH.....	382,6	CO ² gramme heure = 0,172.
CO ²	7,9	
CO ² dégagé p. 100.....	2,02	
Volume initial.....	391,1	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	313,3	O gramme heure = 0,265.
CO ² + O.....	77,8	
CO ² + O p. 100.....	19,89	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,64.$
O absorbé p. 100.....	3,11	

 $\frac{1}{4}$ racines. $p = 2,600$ $v = 20$ $t^0 = 15$ $d = 1 \frac{1}{4}$

Volume initial.....	403,7	
Vol. après abs. par KOH.....	394,7	CO ² gramme heure = 0,118.
CO ²	9,0	
CO ² dégagé p. 100.....	2,22	
Volume initial.....	393,3	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	313,0	O gramme heure = 0,142.
CO ² + O.....	80,3	
CO ² + O p. 100.....	20,41	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,83.$
O absorbé p. 100.....	2,66	

Malva silvestris L.Air atmosphérique CO² = O O = 20,74 Az = 79,26

3 limbes, recueillis sur le même pied pendant la floraison.

 $p = 2,050$ $v = 20$ $t^0 = 15$ $d = 2$

Volume initial.....	399,8	
Vol. après abs. par KOH.....	388,5	CO ² gramme heure = 0,123.
CO ²	11,3	
CO ² dégagé p. 100.....	2,82	
Volume initial.....	400,4	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	320,9	O gramme heure = 0,172.
CO ² + O.....	79,5	
CO ² + O p. 100.....	19,85	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,71.$
O absorbé p. 100.....	3,94	

1 racine.

 $p = 2,270$ $v = 20$ $t^0 = 15$ $d = 2$

Volume initial.....	400,3	
Vol. après abs. par KOH.....	<u>389,8</u>	CO ² gramme heure = 0,102.
CO ²	10,5	
CO ² dégagé p. 100.....	2,62	
Volume initial.....	390,3	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	<u>310,2</u>	O gramme heure = 0,112.
CO ² + O.....	80,1	
CO ² + O p. 100.....	20,52	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,90.$
O absorbé p. 100.....	2,89	

Les résultats obtenus pour l'intensité respiratoire (CO² et O gramme heure) et le quotient $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ sont résumés dans les tableaux suivants :

ESPÈCES.	CO ₂ GRAMME HEURE					O GRAMME HEURE					O CO ₂				
	Limbes.	Pétioles.	Tiges.	Phyllodes, Cladodes, Vrilles.	Racines.	Limbes.	Pétioles.	Tiges.	Phyllodes, Cladodes, Vrilles.	Racines.	Limbes.	Pétioles.	Tiges.	Phyllodes, Cladodes, Vrilles.	Racines.
<i>Thrinia tuberosa</i>	0,088	"	" Rhizome.	"	0,044	0,418	"	"	"	0,048	0,74	"	" Rhizome.	"	0,85
<i>Oxalis cernua</i>	0,085	0,075	0,050	"	"	0,088	0,047	0,043	"	"	0,96	4,57	4,48	"	"
<i>Oxalis corniculata</i>	0,207	0,146	0,154	"	0,447	0,246	0,156	0,159	"	0,447	0,84	0,93	0,97	"	4,00
<i>Oxalis stricta</i>	0,189	0,144	0,138	"	"	0,219	0,138	0,139	"	"	0,86	4,03	0,99	"	"
<i>Mesembryanthemum nodiflorum</i>	0,034	"	0,039	"	"	0,036	"	0,039	"	"	0,86	"	4,00	"	"
<i>Rumex Acetosa</i>	0,216	0,115	"	"	"	0,282	0,130	"	"	"	0,76	0,88	"	"	"
<i>Rumex pulcher</i>	0,447	0,033	0,118	"	"	0,193	0,044	0,138	"	"	0,76	0,80	0,85	"	"
<i>Polygonum Persicaria</i>	0,476	"	0,069	"	"	0,244	"	0,084	"	"	0,73	"	0,82	"	"
<i>Mercurialis annua</i>	0,402	0,086	0,056	"	0,047	0,438	0,088	0,068	"	0,057	0,73	0,97	0,82	"	0,84
<i>Fumaria capreolata</i>	0,243	0,164	0,088	"	0,097	0,239	0,164	0,400	"	0,107	0,89	4,00	0,88	"	0,90
<i>Geranium Robertianum</i>	0,439	0,044	0,065	"	0,403	0,193	0,048	0,068	"	0,120	0,72	0,91	0,94	"	0,86
<i>Urtica membranacea</i>	0,408	0,069	0,088	"	0,047	0,156	0,081	0,400	"	0,054	0,69	0,85	0,88	"	0,86
<i>Malva parviflora</i>	0,319	0,081	0,097	"	0,084	0,377	0,084	0,414	"	0,101	0,84	0,97	0,85	"	0,83
<i>Raphanus Raphanistrum</i>	0,433	0,062	0,105	"	0,419	0,183	0,072	0,120	"	0,137	0,73	0,86	0,87	"	0,87
<i>Spiraea opulifolia</i>	0,460	0,415	"	"	"	0,246	0,461	"	"	"	0,65	0,71	"	"	"

ESPÈCES	CO ₂ GRAMME HEURE					O GRAMME HEURE					$\frac{O}{CO_2}$				
	Limbes.	Pétioles.	Tiges.	Phyllodes, Cladodes, Vrilles.	Racines.	Limbes.	Pétioles.	Tiges.	Phyllodes, Cladodes, Vrilles.	Racines.	Limbes.	Pétioles.	Tiges.	Phyllodes, Cladodes, Vrilles.	Racines.
<i>Potentilla reptans</i>	0,349	0,407	0,440	"	"	0,476	0,428	0,432	"	"	0,67	0,83	0,83	"	"
<i>Bryonia dioica</i>	0,432	0,094	0,085	0,413	0,045	0,203	0,108	0,093	0,410	0,017	0,65	0,87	0,91	1,02	0,90
<i>Vicia sativa</i>	0,304	0,467	0,449	0,257	"	0,402	0,489	0,173	0,286	"	0,75	0,88	0,86	0,90	"
<i>Borrigo officinalis</i>	0,069	0,037	0,061	"	0,045	0,406	0,048	0,075	"	0,058	0,65	0,77	0,84	"	0,77
<i>Stachys hirta</i>	0,433	0,056	0,098	"	0,418	0,466	0,064	0,121	"	0,445	0,80	0,91	0,84	"	0,84
<i>Ptelea trifoliata</i>	0,096	0,070	0,077	"	"	0,143	0,097	0,087	"	"	0,67	0,72	0,88	"	"
<i>Spartium junceum</i>	0,470	"	0,160	"	"	0,239	"	0,200	"	"	0,74	"	0,80	"	"
<i>Asparagus albus</i>	"	"	0,443	0,223	"	"	"	0,417	0,285	"	"	"	0,96	0,78	"
<i>Acacia melanoxylon</i>	"	"	0,405	0,119	"	"	"	0,128	0,180	"	"	"	0,82	0,66	"
<i>Ruscus hypophyllum</i>	"	"	0,017	0,026	"	"	"	0,029	0,047	"	"	"	0,58	0,55	"
<i>Asplenium Adiantum-nigrum</i>	0,134	0,083	"	"	"	0,167	0,102	"	"	"	0,80	0,80	"	"	"
<i>Equisetum maximum</i>	"	"	0,096	Rameaux chlorophyll.	"	"	"	0,120	0,272	"	"	"	0,80	0,69	"
<i>Cerinthe aspera</i>	0,063	"	"	"	0,056	0,095	"	"	"	0,076	0,66	"	"	"	0,73
<i>Achyranthes argentea</i>	0,094	"	"	"	0,047	0,132	"	"	"	0,049	0,74	"	"	"	0,96
<i>Erodium moschatum</i>	0,172	"	"	"	0,418	0,265	"	"	"	0,442	0,64	"	"	"	0,83
<i>Malva silvestris</i>	0,123	"	"	"	0,402	0,172	"	"	"	0,112	0,74	"	"	"	0,90

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS

I. — Les chiffres précédents montrent nettement que le limbe foliaire, si différent par sa structure des autres parties végétatives de la plante, s'en distingue aussi par une respiration spéciale. Il possède, en effet, comparativement au pétiole, à la tige et à la racine, l'intensité respiratoire la plus forte et le quotient respiratoire le moins élevé. Ainsi, pour ces différents organes, les valeurs de l'intensité respiratoire (représentées par l'oxygène absorbé par 1 gramme de poids frais en une heure) sensiblement égales entre elles, par exemple dans le *Cerithe aspera* (limbe : 0,095, racine : 0,076), dans le *Spartium junceum* (limbe : 0,239, tige : 0,200), et dans le *Mesembryanthemum nodiflorum* (1) (limbe : 0,036, tige : 0,039), atteignent, pour le limbe et relativement au pétiole, à la tige et à la racine, des chiffres de moitié plus élevés (*Raphanus Raphanistrum* : limbe 0,183, tige 0,120 ; *Ptelea trifoliata* : limbe 0,143, pétiole 0,097, tige 0,087 ; *Oxalis stricta* : limbe 0,219, pétiole 0,138, tige 0,139 ; *Spiræa opulifolia* : limbe 0,246, pétiole 0,161 ; *Geranium Robertianum* : limbe 0,193, racine 0,120 ; *Malva silvestris* : limbe 0,172, racine 0,112), sensiblement doubles (*Rumex Acetosa* : limbe 0,282, pétiole 0,130 ; *Oxalis cernua* : limbe 0,088, pétiole 0,047, rhizome 0,043 ; *Mercurialis annua* : limbe 0,138, tige 0,068 ; *Fumaria capreolata* : limbe 0,239, tige 0,100, racine 0,107 ; *Bryonia dioica* : limbe 0,203, pétiole 0,108, tige 0,093 ; *Erodium moschatum* : limbe 0,265, racine 0,142), quelquefois triples et même quadruples (*Polygonum Persicaria* : limbe 0,241, tige 0,084 ; *Geranium Robertianum* : limbe 0,193, tige 0,068 ; *Urtica membranacea* : limbe 0,156, racine 0,054 ; *Malva parviflora* : limbe 0,377, tige 0,114, racine 0,101 ; *Potentilla reptans* : limbe 0,476, pétiole 0,128, tige 0,132 ; *Achyranthes argentea* : limbe 0,132, racine 0,049).

Chez les végétaux aphyllés, les organes tels que les phyllodes

(1) Dans cette espèce les feuilles et la tige sont également charnues et vertes ce qui explique les valeurs faibles et égales de l'intensité respiratoire pour ces deux organes.

et les cladodes obéissent à la même loi que le limbe qu'ils remplacent physiologiquement. Ainsi, les énergies respiratoires des cladodes de l'*Asparagus albus* (0,285), des rameaux chlorophylliens de l'*Equisetum maximum* (0,272) et des phyllodes de l'*Acacia melanoxyton* (0,180) sont une fois et demie et même deux fois plus élevées que celles de la tige (0,117 pour le premier, 0,120 pour le deuxième et 0,128 pour le troisième).

Les valeurs du quotient respiratoire, quelquefois à peu près égales entre elles pour le limbe, le pétiole, la tige et la racine (*Fumaria capreolata* : limbe 0,89, tige 0,88, racine 0,90; *Malva parviflora* : limbe 0,84, tige 0,85, racine 0,83; *Stachys hirta* : limbe 0,80, tige 0,81, racine 0,81; *Asplenium Adiantum-nigrum* : limbe 0,80, pétiole 0,80), sont le plus souvent moins élevées pour le limbe que pour les autres organes, ainsi que le montrent les exemples suivants : *Thrinicia tuberosa* : limbe 0,74, racine 0,85; *Mercurialis annua* : limbe 0,73, pétiole 0,97, tige 0,82, racine 0,84; *Geranium Robertianum* : limbe 0,72, pétiole 0,91, tige 0,94, racine 0,86; *Urtica membranacea* : limbe 0,69, pétiole 0,85, tige 0,88, racine 0,86; *Raphanus Raphanistrum* : limbe 0,73, pétiole 0,86, tige 0,87, racine 0,87; *Potentilla reptans* : limbe 0,67, pétiole 0,83, tige 0,83; *Bryonia dioica* : limbe 0,65, pétiole 0,87, tige 0,91, racine 0,90; *Vicia sativa* : limbe 0,75, pétiole 0,88, tige 0,86; *Borrago officinalis* : limbe 0,65, pétiole 0,77, tige 0,81, racine 0,77; *Spartium junceum* : limbe 0,71, tige 0,80; *Erodium moschatum* : limbe 0,64, racine 0,83; *Malva silvestris* : limbe 0,71, racine 0,90; *Achyranthes argentea* : limbe 0,71, racine 0,96.

La remarque, que j'ai faite plus haut sur l'intensité respiratoire des phyllodes et des cladodes, s'applique aussi à leur quotient respiratoire, qui est moins élevé que celui de la tige, comme dans l'*Asparagus albus* (cladodes : 0,78, tige : 0,96), l'*Acacia melanoxyton* (phyllodes : 0,66, tige : 0,82) et l'*Equisetum maximum* (rameaux chlorophylliens : 0,69, tige : 0,80).

Il semble donc, d'après ces différents exemples, que, d'une manière très générale, les organes essentiellement chargés de la fonction chlorophyllienne respirent plus activement que les autres et présentent un quotient respiratoire moins élevé.

II. — Il n'est pas possible d'établir une loi générale qui dis-

tingue entre eux, au point de vue respiratoire, le pétiole, la tige et la racine. Assez souvent, les valeurs de l'intensité et du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ sont sensiblement égales entre elles, d'autres fois elles sont différentes. Je vais citer quelques exemples qui mettront bien ces faits en évidence. Ainsi, pour le pétiole, la tige et la racine, les valeurs de l'intensité respiratoire sont respectivement égales à 0,156, 0,159 et 0,147 (*Oxalis corniculata*), à 0,084, 0,114 et 0,101 (*Malva parviflora*), à 0,088, 0,068 et 0,057 (*Mercurialis annua*), à 0,164, 0,100 et 0,107 (*Fumaria capreolata*), à 0,048, 0,068 et 0,120 (*Geranium Robertianum*), à 0,061, 0,121 et 0,145 (*Stachys hirta*), à 0,081, 0,100 et 0,054 (*Urtica membranacea*). De même, les valeurs du quotient respiratoire pour ces trois organes (pétiole, tige, racine) sont respectivement égales à 0,85, 0,88 et 0,86 (*Urtica membranacea*), à 0,86, 0,87 et 0,87 (*Raphanus Raphanistrum*), à 0,93, 0,97 et 1,00 (*Oxalis corniculata*), à 0,97, 0,82 et 0,84 (*Mercurialis annua*), à 0,91, 0,94 et 0,86 (*Geranium Robertianum*), à 0,77, 0,81 et 0,77 (*Borrago officinalis*).

J'ai observé, dans deux expériences sur des espèces pourvues de vrilles, que l'intensité respiratoire de ces organes est intermédiaire entre celle du limbe et celles de la tige et du pétiole, inférieure à la première, supérieure aux deuxièmes; ainsi, dans le *Vicia sativa*, les valeurs de cette intensité sont égales pour le limbe à 0,402, pour les vrilles à 0,286, pour le pétiole à 0,189 et pour la tige à 0,173; les différences sont moins sensibles dans le *Bryonia dioica* (limbe 0,203, vrilles 0,110, pétiole 0,108, tige 0,093). J'ai constaté aussi que le quotient respiratoire des vrilles est égal ou supérieur à ceux du pétiole et de la tige (*Bryonia dioica* : pétiole 0,87, tige 0,91, vrilles 1,02; *Vicia sativa* : pétiole 0,88, tige 0,86, vrilles 0,90). Je signale simplement ces observations, qu'un nombre trop restreint d'expériences sur des végétaux munis de vrilles ne me permet pas de généraliser.

III. — Enfin, les valeurs du quotient $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ sont généralement inférieures à l'unité : la respiration consiste donc, pour les organes végétatifs des plantes vasculaires, en une assimilation

d'oxygène. Seuls, quelques végétaux riches en acides organiques, tels que des *Oxalis* et une Crassulacée, font exception à cette règle générale formulée depuis longtemps. Dans ce cas, les valeurs de $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$, toujours < 1 pour le limbe (*Oxalis cernua* : 0,96 ;

Oxalis corniculata : 0,84 ; *Oxalis stricta* : 0,86 ; *Mesembryanthemum nodiflorum* : 0,86), peuvent se rapprocher de l'unité, ou la dépasser pour les autres organes (*Oxalis cernua* : rhizome 1,18, pétiole 1,57 ; *Oxalis corniculata* : pétiole 0,93, tige 0,97, racine 1,00 ; *Oxalis stricta* : pétiole 1,03, tige 0,99 ; *Mesembryanthemum nodiflorum* : tige 1,00). Il y a évidemment, chez ces végétaux, une relation entre la fonction respiratoire et la présence des acides organiques, leur formation ou leur destruction.

CHAPITRE IV

RESPIRATION INTRAMOLÉCULAIRE

J'étudierai, dans ce chapitre, la respiration comparée, dans l'air et dans une atmosphère d'hydrogène, du limbe, du pétiole, de la tige et de la racine. N et I représentent, en centimètres cubes, le premier, le volume de CO^2 dégagé pendant la respiration normale, le deuxième, pendant la respiration intramoléculaire.

Clematis cirrhosa L.

Air atmosphérique $\text{CO}^2 = 0$

7 limbes recueillis sur le même pied, à 2 nœuds successifs, avant l'apparition des fleurs.

$p = 0,835$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	308,6		
Vol. après abs. par KOH.....	301,0	N gramme heure = 0,178.	
N.....	7,6		
N dégagé p. 100.....	2,46		

11 limbes prélevés sur un pied voisin du précédent.

$p = 1,291$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	308,7		
Vol. après abs. par KOH.....	302,9	I gramme heure = 0,085.	
I.....	5,8		
I dégagé p. 100.....	1,87	$\frac{I}{N} = 0,47.$	

7 pétioles.

$p = 0,309$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
-------------	----------	------------------	---------

Volume initial.....	305,4	
Volume après abs. par KOH.....	304,0	N gramme heure = 0,089.
N.....	1,4	
N dégagé p. 100.....	0,45	

11 *pétioles.*

$p = 0,5375$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	301,5		
Vol. après abs. par KOH.....	299,9	I gramme heure = 0,060.	
I.....	1,6		
I dégagé p. 100.....	0,53	$\frac{I}{N} = 0,67.$	

Tige.

$p = 0,969$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	299,6		
Vol. après abs. par KOH.....	293,6	N gramme heure = 0,124.	
N.....	6,0		
N p. 100.....	2,00		

Tige.

$p = 1,046$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	288,7		
Vol. après abs. par KOH.....	284,9	I gramme heure = 0,075.	
I.....	3,8		
I p. 100.....	1,31	$\frac{I}{N} = 0,60.$	

Lavatera olbia L.Air atmosphérique CO² = 02 *limbes* pris à 2 nœuds successifs, avant l'apparition des fleurs.

$p = 2,178$	$v = 25$	$t^{\circ} = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	390,8		
Vol. après abs. par KOH.....	375,1	N gramme heure = 0,105.	
N.....	15,7		
N p. 100.....	4,01		

2 *limbes* pris à 2 nœuds successifs, sur un rameau voisin du précédent.

$p = 2,435$	$v = 25$	$t^{\circ} = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	366,8		
Vol. après abs. par KOH.....	355,2	I gramme heure = 0,073.	
I.....	11,6		
I p. 100.....	3,16	$\frac{I}{N} = 0,69.$	

2 *pétioles.*

$p = 0,410$	$v = 15$	$t^{\circ} = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	380,3		
Vol. après abs. par KOH.....	377,8	N gramme heure = 0,057.	
N.....	2,5		
N p. 100.....	0,65		

2 *pétioles.*

$p = 0,512$	$v = 15$	$t^{\circ} = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	389,9		
Vol. après abs. par KOH.....	387,1	I gramme heure = 0,050.	
I.....	2,8		

I p. 100..... 0,71 $\frac{I}{N} = 0,87.$

Tige.

$p = 0,631$ $v = 15$ $t^{\circ} = 15 \text{ } 1/2$ $d = 4$
 Volume initial..... 392,0
 Vol. après abs. par KOH..... 384,2 N gramme heure = 0,113.
 N..... 7,8
 N p. 100..... 1,99

Tige.

$p = 0,815$ $v = 25$ $t^{\circ} = 15 \text{ } 1 \text{ } 2$ $d = 4$
 Volume initial..... 383,4
 Vol. après abs. par KOH..... 378,9 I gramme heure = 0,080.
 I..... 4,2
 I p. 100..... 1,09 $\frac{I}{N} = 0,70.$

Fumaria capreolata L.

Air atmosphérique CO² = 0

7 limbes coupés sur le même pied au moment de la floraison.

$p = 0,821$ $v = 15$ $t^{\circ} = 17$ $d = 4$
 Volume initial..... 382,9
 Vol. après abs. par KOH..... 362,0 N gramme heure = 0,235.
 N..... 20,9
 N p. 100..... 5,45

7 limbes.

$p = 0,745$ $v = 15$ $t^{\circ} = 17$ $d = 4$
 Volume initial..... 397,2
 Volume après abs. par KOH..... 392,2 I gramme heure = 0,059.
 I..... 5,0
 I p. 100..... 1,25 $\frac{I}{N} = 0,25.$

7 pétioles.

$p = 0,518$ $v = 15$ $t^{\circ} = 17$ $d = 4$
 Volume initial..... 405,7
 Vol. après abs. par KOH..... 398,0 N gramme heure = 0,132.
 N..... 7,7
 N p. 100..... 1,89

7 pétioles.

$p = 0,557$ $v = 15$ $t^{\circ} = 17$ $d = 4$
 Volume initial..... 391,4
 Vol. après abs. par KOH..... 387,3 I gramme heure = 0,062.
 I..... 3,8
 I p. 100..... 0,97 $\frac{I}{N} = 0,47.$

Tige.

$p = 1,075$ $v = 25$ $t^{\circ} = 17$ $d = 4$
 Volume initial..... 389,0
 Vol. après abs. par KOH..... 382,3 N gramme heure = 0,095.
 N..... 6,7
 N p. 100..... 1,72

Tige.

$p = 1,310$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	404,7		
Vol. après abs. par KOH.....	399,5	1 gramme heure = 0,037.	
l.....	5,2		
l p. 100.....	1,28	$\frac{1}{N} = 0,60.$	

***Erodium moschatum* L'Hérit.**Air atmosphérique CO² = 0

9 limbes coupés avant l'apparition des fleurs.

$p = 0,665$	$v = 25$	$t^{\circ} = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	305,6		
Vol. après abs. par KOH.....	297,3	N gramme heure = 0,247.	
N.....	8,3		
N p. 100.....	2,71		

10 limbes.

$p = 0,692$	$v = 25$	$t^{\circ} = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	294,1		
Vol. après abs. par KOH.....	292,3	1 gramme heure = 0,053.	
l.....	1,8		
l p. 100.....	0,61	$\frac{1}{N} = 0,21.$	

9 pétioles.

$p = 1,189$	$v = 25$	$t^{\circ} = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	297,5		
Vol. après abs. par KOH.....	292,4	N gramme heure = 0,085.	
N.....	5,1		
N p. 100.....	1,71		

10 pétioles.

$p = 1,607$	$v = 25$	$t^{\circ} = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	307,2		
Vol. après abs. par KOH.....	303,7	1 gramme heure = 0,041.	
l.....	3,5		
l p. 100.....	1,13	$\frac{1}{N} = 0,48.$	

***Potentilla reptans* L.**Air atmosphérique CO² = 0

2 limbes coupés avant l'apparition des fleurs.

$p = 0,700$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	283,1		
Vol. après abs. par KOH.....	276,2	N gramme heure = 0,210.	
N.....	6,9		
N p. 100.....	2,43		

3 limbes.

$p = 1,095$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	322,3		
Vol. après abs. par KOH.....	314,9	1 gramme heure = 0,125	
l.....	7,4		

I p. 100.....	2,29	$\frac{1}{N} = 0,59.$
<i>2 pétioles.</i>		
$p = 0,478$	$v = 25$	$t^0 = 17$ $d = 4$
Volume initial.....	291,0	
Vol. après abs. par KOH.....	289,4	N gramme heure = 0,083.
N.....	1,9	
N p. 100.....	0,65	
<i>3 pétioles.</i>		
$p = 0,963$	$v = 25$	$t^0 = 17$ $d = 4$
Volume initial.....	294,4	
Vol. après abs. par KOH.....	291,7	I gramme heure = 0,056.
l.....	2,7	
I p. 100.....	0,91	$\frac{1}{N} = 0,67.$

Vicia Faba L.Air atmosphérique CO² = 0*2 limbes coupés avant l'apparition des fleurs.*

$p = 2,217$	$v = 25$	$t^0 = 16$	$d = 4$
Volume initial.....	311,5		
Vol. après abs. par KOH.....	298,0	N gramme heure = 0,411.	
N.....	13,5		
N p. 100.....	4,33		

2 limbes.

$p = 2,330$	$v = 25$	$t^0 = 16$	$d = 4$
Volume initial.....	305,8		
Vol. après abs. par KOH.....	299,3	I gramme heure = 0,051.	
l.....	6,5		
I p. 100.....	2,12	$\frac{1}{N} = 0,46.$	

2 pétioles.

$p = 0,415$	$v = 25$	$t^0 = 16$	$d = 4.$
Volume initial.....	320,8		
Vol. après abs. par KOH.....	319,9	N gramme heure = 0,041.	
N.....	0,9		
N p. 100.....	0,28		

2 pétioles.

$p = 0,515$	$v = 25$	$t^0 = 16$	$d = 4$
Volume initial.....	317,4		
Vol. après abs. par KOH.....	316,3	I gramme heure = 0,043.	
l.....	1,1		
I p. 100.....	0,37	$\frac{1}{N} = 1,04.$	

Tige.

$p = 1,892$	$v = 25$	$t^0 = 16$	$d = 4$
Volume initial.....	333,4		
Vol. après abs. par KOH.....	326,5	N gramme heure = 0,062.	
N.....	6,9		
N p. 100.....	2,06		

Tige.

$p = 2,212$	$v = 25$	$t^0 = 16$	$d = 1$
Volume initial.....	299,2		
Vol. après abs. par KOH.....	292,6	1 gramme heure = 0,056.	
l.....	6,6		
l p. 100.....	2,20	$\frac{l}{N} = 0,90.$	

Psoralea bituminosa L.Air atmosphérique CO² = 0

2 limbes cueillis avant l'apparition des fleurs.

$p = 1,669$	$v = 25$	$t^0 = 16 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	288,3		
Vol. après abs. par KOH.....	278,9	N gramme heure = 0,113.	
N.....	9,4		
N p. 100.....	3,26		

2 limbes.

$p = 1,807$	$v = 25$	$t^0 = 16 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	308,7		
Vol. après abs. par KOH.....	302,0	1 gramme heure = 0,069.	
l.....	6,7		
l p. 100.....	2,17	$\frac{l}{N} = 0,61.$	

2 pétioles.

$p = 0,763$	$v = 25$	$t^0 = 16 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	301,8		
Vol. après abs. par KOH.....	299,6	N gramme heure = 0,057.	
N.....	2,2		
N p. 100.....	0,72		

2 pétioles.

$p = 0,895$	$v = 25$	$t^0 = 16 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	281,8		
Vol. après abs. par KOH.....	278,9	1 gramme heure = 0,068.	
l.....	2,9		
l p. 100.....	1,02	$\frac{l}{N} = 1,19.$	

Tige.

$p = 1,478$	$v = 25$	$t^0 = 16 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	293,2		
Vol. après abs. par KOH.....	286,1	N gramme heure = 0,096.	
N.....	7,1		
N p. 100.....	2,42		

Tige.

$p = 1,412$	$v = 25$	$t^0 = 16 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	298,8		
Vol. après abs. par KOH.....	291,9	1 gramme heure = 0,096.	
l.....	6,9		
l p. 100.....	2,30	$\frac{l}{N} = 1,00.$	

Smyrnum Olusatrum L.Air atmosphérique $\text{CO}_2 = 0$

2 limbes coupés avant l'apparition des fleurs.

$p = 1,062$	$v = 25$	$t^0 = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	315,2		
Vol. après abs. par KOH.....	307,0	N gramme heure = 0,146.	
N.....	8,2		
N p. 100.....	2,60		

3 limbes.

$p = 1,676$	$v = 25$	$t^0 = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	313,7		
Vol. après abs. par KOH.....	307,0	I gramme heure = 0,074.	
I.....	6,7		
I p. 100.....	2,13	$\frac{I}{N} = 0,50.$	

2 pétioles.

$p = 0,381$	$v = 25$	$t^0 = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	317,8		
Vol. après abs. par KOH.....	315,4	N gramme heure = 0,121.	
N.....	2,4		
N p. 100.....	0,75		

3 pétioles.

$p = 0,489$	$v = 25$	$t^0 = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	301,6		
Vol. après abs. par KOH.....	298,9	I gramme heure = 0,111.	
I.....	2,7		
I p. 100.....	0,89	$\frac{I}{N} = 0,91.$	

Tige.

$p = 1,818$	$v = 25$	$t^0 = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	304,7		
Vol. après abs. par KOH.....	300,1	N gramme heure = 0,047.	
N.....	4,6		
N p. 100.....	1,50		

Tige.

$p = 1,960$	$v = 25$	$t^0 = 18$	$d = 4$
Volume initial.....	310,4		
Vol. après abs. par KOH.....	302,7	I gramme heure = 0,072.	
I.....	7,7		
I p. 100.....	2,48	$\frac{I}{N} = 1,53.$	

Rumex Lunaria L.Air atmosphérique $\text{CO}_2 = 0$

2 limbes.

$p = 1,258$	$v = 25$	$t^0 = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	407,0		
Vol. après abs. par KOH.....	395,2	N gramme heure = 0,136.	
N.....	11,8		
N p. 100.....	2,89		

2 limbes.

$p = 1,630$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	404,0		
Vol. après abs. par KOH.....	399,5	1 gramme heure = 0,039.	
I.....	4,5		
I p. 100.....	1,11	$\frac{I}{N} = 0,28.$	

2 pétioles.

$p = 0,283$	$v = 10$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	409,8		
Vol. après abs. par KOH.....	405,7	N gramme heure = 0,085.	
N.....	4,1		
N p. 100.....	1,00		

2 pétioles.

$p = 0,230$	$v = 10$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	417,0		
Vol. après abs. par KOH.....	412,8	I gramme heure = 0,106.	
I.....	4,2		
I p. 100.....	1,00	$\frac{I}{N} = 1,24.$	

Tige.

$p = 0,594$	$v = 15$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	408,5		
Vol. après abs. par KOH.....	401,7	N gramme heure = 0,100.	
N.....	6,8		
N p. 100.....	1,66		

Tige.

$p = 0,593$	$v = 15$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	402,1		
Vol. après abs. par KOH.....	396,7	I gramme heure = 0,081.	
I.....	5,4		
I p. 100.....	1,34	$\frac{I}{N} = 0,80.$	

Sambucus nigra L.Air atmosphérique $CO^2 = 0$ *2 limbes coupés avant la floraison.*

$p = 2,100$	$v = 25$	$t^{\circ} = 16$	$d = 4$
Volume initial.....	304,7		
Vol. après abs. par KOH.....	286,8	N gramme heure = 0,160.	
N.....	17,9		
N p. 100.....	5,87		

2 limbes.

$p = 1,877$	$v = 25$	$t^{\circ} = 16$	$d = 4$
Volume initial.....	306,2		
Vol. après abs. par KOH.....	296,7	I gramme heure = 0,095.	
I.....	9,5		
I p. 100.....	3,10	$\frac{I}{N} = 0,59.$	

Tige.

$p = 0,931$	$v = 25$	$t^{\circ} = 16$	$d = 4$
-------------	----------	------------------	---------

Volume initial.....	292,8	
Vol. après abs. par KOH.....	288,3	N gramme heure = 0,098.
N.....	4,5	
N p. 100.....	1,53	

Tige.

$p=1,995$	$v=25$	$t^0=16$	$d=4$
Volume initial.....	305,8		
Vol. après abs. par KOH.....	297,5	I gramme heure = 0,077.	
I.....	8,3		
I p. 100.....	2,71	$\frac{1}{N}=0,78.$	

Rubia peregrina L.Air atmosphérique $CO^2=0$

19 limbes cueillis avant la floraison.

$p=0,560$	$v=15$	$t^0=16 \frac{1}{2}$	$d=4$
Volume initial.....	397,4		
Vol. après abs. par KOH.....	389,6	N gramme heure = 0,126.	
N.....	7,8		
N p. 100.....	1,96		

19 limbes.

$p=0,595$	$v=15$	$t^0=16 \frac{1}{2}$	$d=4$
Volume initial.....	393,2		
Vol. après abs. par KOH.....	387,4	1 gramme heure = 0,088.	
I.....	5,8		
I p. 100.....	1,47	$\frac{1}{N}=0,69.$	

Tige.

$p=1,068$	$v=25$	$t^0=16 \frac{1}{2}$	$d=4$
Volume initial.....	394,7		
Vol. après abs. par KOH.....	390,2	N gramme heure = 0,063.	
N.....	4,5		
N p. 100.....	1,14		

Tige.

$p=1,281$	$v=25$	$t^0=16 \frac{1}{2}$	$d=4$
Volume initial.....	406,8		
Vol. après abs. par KOH.....	401,5	1 gramme heure = 0,060.	
I.....	5,3		
I p. 100.....	1,30	$\frac{1}{N}=0,95.$	

Bryonia dioica Jacq.Air atmosphérique $CO^2=0$

2 limbes coupés avant l'apparition des fleurs.

$p=3,175$	$v=25$	$t^0=17$	$d=4$
Volume initial.....	305,1		
Vol. après abs. par KOH.....	279,1	N gramme heure = 0,146.	
N.....	26,0		
N p. 100.....	8,52		

2 *limbes.*

$p = 3,212$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	311,2		
Vol. après abs. par KOH.....	302,0	I gramme heure = 0,050.	
I.....	9,2		
I p. 100.....	2,95	$\frac{I}{N} = 0,34.$	

2 *pétioles.*

$p = 0,564$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	303,9		
Vol. après abs. par KOH.....	301,4	N gramme heure = 0,099.	
N.....	2,8		
N p. 100.....	0,92		

2 *pétioles.*

$p = 0,620$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	302,5		
Vol. après abs. par KOH.....	301,0	I gramme heure = 0,048.	
I.....	1,5		
I p. 100.....	0,49	$\frac{I}{N} = 0,18.$	

Tige.

$p = 1,227$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	302,4		
Vol. après abs. par KOH.....	297,1	N gramme heure = 0,079.	
N.....	5,0		
N p. 100.....	1,65		

Tige.

$p = 1,243$	$v = 25$	$t^{\circ} = 17$	$d = 4$
Volume initial.....	305,5		
Vol. après abs. par KOH.....	301,8	I gramme heure = 0,057.	
I.....	3,7		
I.....	1,21	$\frac{I}{N} = 0,72.$	

Dans les expériences précédentes j'ai étudié les respirations normale et intramoléculaire sur des objets différents, placés en même temps, les uns dans l'air, les autres dans l'hydrogène; au contraire, dans la comparaison du limbe et de la racine, des cladodes et de la tige, je me suis servi des mêmes matériaux, exposés successivement, d'abord dans l'air, puis dans une atmosphère d'hydrogène.

Ruscus hypophyllum L.Air atmosphérique $\text{CO}_2 = 0$ 4 *cladodes* coupées après la chute des fruits.

$p = 4,686$	$v = 25$	$t^{\circ} = 15$	$d = 3$
Volume initial.....	401,1		
Vol. après abs. par KOH.....	389,1	N gramme heure = 0,043.	
N.....	12,0		

N p. 100.....	2,99	
Volume initial.....	395,0	
Vol. après abs. par KOH.....	384,0	I gramme heure = 0,040.
I.....	41,0	
I p. 100.....	2,78	$\frac{I}{N} = 0,93.$

Tige.

	$p = 3,008$	$v = 15$	$t^o = 15$	$d = 3$
Volume initial.....		388,8		
Vol. après abs. par KOH.....		382,5		N gramme heure = 0,021.
N.....		6,3		
N p. 100.....		1,62		
Volume initial.....		389,9		
Vol. après abs. par KOH.....		382,8		I gramme heure = 0,024.
I.....		7,1		
I p. 100.....		1,82		$\frac{I}{N} = 1,12.$

Borrago officinalis L.Air atmosphérique $CO^2 = 0$

1 limbe coupé avant la floraison.

	$p = 2,260$	$v = 20$	$t^o = 15 \frac{1}{2}$	$d = 2,48'$
Volume initial.....		388,6		
Vol. après abs. par KOH.....		378,8		N gramme heure = 0,070.
N.....		9,8		
N p. 100.....		2,52		
Volume initial.....		388,4		
Vol. après abs. par KOH.....		385,7		I gramme heure = 0,019.
I.....		2,7		
I p. 100.....		0,69		$\frac{I}{N} = 0,27.$

4 racine.

	$p = 1,467$	$v = 15$	$t^o = 15 \frac{1}{2}$	$d = 2,48'$
Volume initial.....		415,7		
Vol. après abs. par KOH.....		406,6		N gramme heure = 0,071.
N.....		9,1		
N p. 100.....		2,18		
Volume initial.....		382,8		
Vol. après abs. par KOH.....		377,2		I gramme heure = 0,047.
I.....		5,6		
I p. 100.....		1,46		$\frac{I}{N} = 0,66.$

Cerithe aspera RothAir atmosphérique $CO^2 = 0$

4 limbes pris sur le même pied avant l'apparition des fleurs.

	$p = 2,805$	$v = 25$	$t^o = 15$	$d = 2$
Volume initial.....		391,6		
Vol. après abs. par KOH.....		385,3		N gramme heure = 0,063.
N.....		6,3		

N p. 100.....	1,60	
Volume initial.....	392,1	
Vol. après abs. par KOH.....	389,2	1 gramme heure = 0,028.
I.....	2,9	
I p. 100.....	0,73	$\frac{I}{N} = 0,45.$
1 racine.		
$p = 4,425$	$v = 25$	$t^0 = 15$ $d = 2$
Volume initial.....	390,7	
Vol. après abs. par KOH.....	381,2	N gramme heure = 0,056.
N.....	9,5	
N p. 100.....	2,43	
Volume initial.....	394,4	
Vol. après abs. par KOH.....	388,0	1 gramme heure = 0,037.
I.....	6,4	
I p. 100.....	1,62	$\frac{I}{N} = 0,66.$

Achyranthes argentea Lamk.Air atmosphérique $CO^2 = 0$

8 limbes pris sur le même pied avant l'apparition des fleurs.

$p = 1,528$	$v = 20$	$t^0 = 15$	$d = 2 \frac{1}{2}$
Volume initial.....	393,0		
Vol. après abs. par KOH.....	385,3	N gramme heure = 0,094.	
N.....	7,7		
N p. 100.....	1,95		
Volume initial.....	389,6		
Vol. après abs. par KOH.....	385,1	1 gramme heure = 0,056.	
I.....	4,5		
I p. 100.....	1,15	$\frac{I}{N} = 0,59.$	

1 racine.

$p = 3,135$	$v = 25$	$t^0 = 15$	$d = 2 \frac{1}{2}$
Volume initial.....	395,1		
Vol. après abs. par KOH.....	388,4	N gramme heure = 0,047.	
N.....	6,7		
N p. 100.....	1,69		
Volume initial.....	392,7		
Vol. après abs. par KOH.....	387,3	1 gramme heure = 0,038.	
I.....	5,4		
I p. 100.....	1,37	$\frac{I}{N} = 0,81.$	

Erodium moschatum L'Hérit.Air atmosphérique $CO^2 = 0$

15 limbes pris sur 4 pieds au début de la floraison.

$p = 0,856$	$v = 10$	$t^0 = 14 \frac{1}{2}$	$d = 1,15'$
Volume initial.....	390,5		
Vol. après abs. par KOH.....	382,6	N gramme heure = 0,172.	
N.....	7,9		

N p. 100.....	2,02	
Volume initial.....	432,1	
Vol. après abs. par KOH.....	428,1	I gramme heure = 0,078.
I.....	4,0	
I p. 100.....	0,92	$\frac{I}{N} = 0,45.$
4 racines.		
$p = 2,600$ $v = 20$	$t^o = 144\frac{1}{2}$	$d = 1,15'$
Volume initial.....	403,7	
Vol. après abs. par KOH.....	394,7	N gramme heure = 0,118.
N.....	9,0	
N p. 100.....	2,22	
Volume initial.....	396,0	
Vol. après abs. par KOH.....	391,0	I gramme heure = 0,067.
I.....	5,00	
I p. 100.....	1,26	$\frac{I}{N} = 0,56.$

J'ai résumé dans le tableau suivant les résultats obtenus pour les intensités respiratoires normale et intramoléculaire (N et I gramme heure) et pour le rapport $\frac{I}{N}$.

ESPÈCES	N GRAMME HEURE				I GRAMME HEURE				$\frac{I}{N}$			
	Limbes.	Pétiotes.	Tiges.	Racines.	Limbes.	Pétiotes.	Tiges.	Racines.	Limbes.	Pétiotes.	Tiges.	Racines.
<i>Clematis cirrhosa</i>	0,178	0,089	0,124	"	0,085	0,060	0,075	"	0,47	0,67	0,60	"
<i>Lavatera alba</i>	0,405	0,057	0,113	"	0,073	0,050	0,080	"	0,69	0,87	0,70	"
<i>Funaria capreolata</i>	0,235	0,132	0,095	"	0,059	0,062	0,057	"	0,25	0,47	0,60	"
<i>Erodium moschatum</i>	0,247	0,085	"	"	0,053	0,041	"	"	0,21	0,48	"	"
<i>Potentilla reptans</i>	0,240	0,083	"	"	0,125	0,056	"	"	0,59	0,67	"	"
<i>Vicia Faba</i>	0,411	0,041	0,062	"	0,054	0,043	0,056	"	0,46	1,04	0,90	"
<i>Psoralea bituminosa</i>	0,413	0,057	0,096	"	0,069	0,068	0,096	"	0,61	1,19	1,00	"
<i>Smyrniolum Olusatrum</i>	0,146	0,124	0,047	"	0,074	0,141	0,072	"	0,50	0,91	1,53	"
<i>Rumex Lunaria</i>	0,136	0,085	0,100	"	0,039	0,106	0,084	"	0,28	1,24	0,80	"
<i>Sambucus nigra</i>	0,460	"	0,098	"	0,095	"	0,077	"	0,59	"	0,78	"
<i>Rubia peregrina</i>	0,426	"	0,063	"	0,088	"	0,060	"	0,69	"	0,95	"
<i>Bryonia dioica</i>	0,146	0,099	0,079	"	0,050	0,048	0,057	"	0,34	0,48	0,72	"
	Cladodes.				Cladodes.				Cladodes.			
<i>Ruscus hypophyllum</i>	0,043	"	0,021	"	0,040	"	0,024	"	0,93	"	1,12	"
<i>Borrage officinalis</i>	0,070	"	"	0,071	0,019	"	"	0,047	0,27	"	"	0,66
<i>Geraniæ aspera</i>	0,063	"	"	0,056	0,028	"	"	0,037	0,45	"	"	0,66
<i>Achyranthes argentea</i>	0,094	"	"	0,047	0,056	"	"	0,038	0,59	"	"	0,81
<i>Erodium moschatum</i>	0,472	"	"	0,418	0,078	"	"	0,067	0,45	"	"	0,56

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS

I. — On n'observe pas, dans l'activité de la respiration intramoléculaire des organes végétatifs, les mêmes différences que pendant leur respiration normale : en un mot, dans une atmosphère dépourvue d'oxygène, le limbe ne se distingue pas du pétiole, de la tige, de la racine, par une supériorité nettement marquée dans le dégagement de CO_2 . Ainsi, les valeurs de I pour le limbe, le pétiole et la tige, respectivement égales à 0,083, 0,060 et 0,075 (*Clematis cirrhosa*), à 0,073, 0,050 et 0,080 (*Lavatera olbia*), à 0,059, 0,062 et 0,057 (*Fumaria capreolata*), à 0,051, 0,043 et 0,036 (*Vicia Faba*), à 0,125 et 0,056 (*Potentilla reptans*), à 0,039, 0,106 et 0,081 (*Rumex Lunaria*), à 0,074, 0,111 et 0,072 (*Smyrniium Olusatrum*), de même que les valeurs de I, pour le limbe et la racine, égales à 0,028 et 0,037 (*Cerinthe aspera*), à 0,056 et 0,038 (*Achyranthes argentea*), et à 0,078 et 0,067 (*Erodium moschatum*), montrent qu'en vie anaérobie les organes végétatifs des plantes vasculaires dégagent la plupart du temps des quantités sensiblement égales d'acide carbonique.

II. — D'une manière à peu près générale, le limbe produit moins d'acide carbonique dans une atmosphère privée d'oxygène, que dans l'air ; le rapport $\frac{I}{N}$ est donc plus petit que l'unité. Les valeurs de ce rapport, souvent inférieures ou égales à $\frac{1}{2}$

(*Clematis cirrhosa* : 0,47 ; *Fumaria capreolata* : 0,25 ; *Erodium moschatum* : 0,21 ; *Vicia Faba* : 0,46 ; *Smyrniium Olusatrum* : 0,50 ; *Rumex Lunaria* : 0,28 ; *Bryonia dioica* : 0,34 ; *Borrago officinalis* : 0,27 ; *Cerinthe aspera* : 0,45), dépassent rarement 0,70 (*Lavatera olbia* : 0,69 ; *Potentilla reptans* : 0,59 ; *Psoralea bituminosa* : 0,61 ; *Sambucus nigra* : 0,59 ; *Rubia peregrina* : 0,69 ; *Achyranthes argentea* : 0,59), c'est-à-dire environ $\frac{2}{3}$, sauf cependant dans le *Ruscus hypophyllum*, où le

rapport $\frac{I}{N}$ est presque égal à l'unité, à 0,93, pour des cladodes

âgées d'un an (1). La loi, énoncée au début de ce paragraphe, générale pour les plantes herbacées, à feuilles caduques, ne s'applique pas toujours aux végétaux ligneux à feuillage persistant. Dans ce cas, l'voisin de N, comme le montre l'expérience que je viens de citer sur le *Ruscus hypophyllum*, peut être supérieur à N, ainsi que l'indique une expérience décrite plus loin sur le *Ceratonia Siliqua*, où $\frac{I}{N}$ est égal, pour des limbes âgés d'un an, à 1,25.

Pour les autres organes végétatifs, pétiole, tige, racine, le rapport $\frac{I}{N}$ est très rarement inférieur ou égal à $\frac{1}{2}$, et pour le pétiole seulement (*Erodium moschatum* : 0,48 ; *Fumaria capreolata* : 0,47 ; *Bryonia dioica* : 0,48) ; le plus souvent $\frac{I}{N}$ est supérieur à $\frac{1}{2}$ (*Clematis cirrhosa* : pétiole 0,67, tige 0,60 ; *Lavatera olbia* : pétiole 0,87, tige 0,70 ; *Fumaria capreolata* : tige 0,60 ; *Sambucus nigra* : tige 0,78 ; *Bryonia dioica* : tige 0,72 ; *Borrago officinalis* : racine 0,66 ; *Cerinth aspera* : racine 0,66 ; *Achyranthes argentea* : racine 0,81) ; quelquefois même $\frac{I}{N}$ se rapproche de l'unité et peut la dépasser (*Vicia Faba* : pétiole 1,04, tige 0,90 ; *Psoralea bituminosa* : pétiole 1,19, tige 1,00 ; *Smyrniac Olusatrum* : pétiole 0,91, tige 1,53 ; *Rumex Lunaria* : pétiole 1,24 ; *Ruscus hypophyllum* : tige 1,12).

III. — Il résulte naturellement de ce qui vient d'être dit que, de tous les organes végétatifs, le limbe est celui qui présente le rapport $\frac{I}{N}$ le moins élevé. Ainsi, les valeurs de ce rapport, pour le limbe, le pétiole et la tige, sont respectivement égales à 0,25, 0,47 et 0,60 (*Fumaria capreolata*), à 0,34, 0,48 et 0,72 (*Bryonia dioica*), à 0,47, 0,67 et 0,60 (*Clematis cirrhosa*), à 0,46, 1,04 et 0,90 (*Vicia Faba*), à 0,61, 1,19 et 1,00 (*Psoralea*

(1) Cette valeur élevée du rapport $\frac{I}{N}$ s'explique, car certains auteurs, Stich, Amm, ont montré, et j'ai eu l'occasion de vérifier leurs observations au cours de mes recherches, que ce rapport augmente avec l'âge des organes.

bituminosa), à 0,50, 0,91, et 1,53 (*Smyrniium Olusatrum*), et à 0,28, 1,24 et 0,80 (*Rumex Lunaria*); pour le limbe et la racine, les valeurs de $\frac{I}{N}$ sont égales à 0,27 et 0,66 (*Borrage officinalis*), à 0,45 et 0,66 (*Cerithe aspera*), à 0,59 et 0,81 (*Achyrantes argentea*), à 0,45 et 0,56 (*Erodium moschatum*).

CHAPITRE V

INFLUENCE DE L'AÉRATION DES TISSUS SUR LA RESPIRATION

Il résulte des expériences qui ont été décrites précédemment qu'au point de vue respiratoire, et comparativement au pétiole, à la tige et à la racine, le limbe peut être caractérisé de la façon suivante : c'est l'organe qui respire le plus activement, absorbe la plus grande quantité d'oxygène et dont le quotient respiratoire et le rapport $\frac{I}{N}$ présentent les valeurs les moins élevées.

J'ai pensé à rechercher si certains caractères anatomiques du limbe ne pourraient pas expliquer cette physiologie respiratoire particulière, et mon attention a été d'abord attirée par la facilité spéciale que cet organe offre à la circulation des gaz, en raison de la grande surface, des nombreux stomates et des lacunes plus développées qu'il présente.

La question de la pénétration et de la sortie des gaz chez les végétaux a été très discutée; certains auteurs, parmi lesquels on peut citer Garreau, Sachs, Mangin, Blackmann, admettent que le passage des gaz s'effectue surtout par filtration à travers les stomates; d'autres, au contraire, Boussingault, Barthélemy, Wiesner et Molisch, prétendent qu'il se fait presque exclusivement par diffusion au travers de la cuticule et attribuent aux stomates un rôle tout à fait secondaire dans ce passage.

L'hypothèse de la possibilité d'une certaine relation entre l'énergie respiratoire et le nombre des stomates existant sur une surface donnée a été émise par Dehérain et Moissan. Mais le rôle de ces petites ouvertures dans la respiration a été mis en évidence par les recherches de MANGIN. En recouvrant d'une couche

de gélatine glycinée deux feuilles aussi identiques que possible, l'une à la face inférieure, l'autre à la face supérieure, et en les plaçant à l'obscurité, chacune dans une éprouvette renfermant le même volume d'air atmosphérique normal, Mangin a constaté que la respiration est moins intense quand les feuilles sont gélatinées à la face inférieure, c'est-à-dire quand tous les stomates, ou du moins la plus grande partie d'entre eux sont bouchés. La diminution dans l'activité des échanges gazeux pourrait même varier, dans certains cas, dans une proportion de $\frac{1}{6}$ à

$\frac{1}{3}$. Cet auteur ne s'est occupé que de l'intensité respiratoire normale ; il utilise la gélatine glycinée à 10 p. 100, fusible à 30°, qu'il préfère à la vaseline qui, dit-il, supprime la perméabilité de la surface. L'emploi de la gélatine a été critiqué par WIESNER et MOLISCH ; on verra plus loin pour quelles raisons j'ai dû renoncer à m'en servir. L'occlusion des stomates a donc pour effet d'atténuer l'énergie respiratoire ; il reste à rechercher quelle influence elle exerce sur le quotient $\frac{CO^2}{O}$, sur la respiration intramoléculaire et le rapport $\frac{I}{N}$; c'est ce qui fera l'objet de ce chapitre.

Les expériences ont porté soit sur la même feuille, soit sur des feuilles opposées, soit sur des moitiés de feuilles, en un mot sur des éléments aussi comparables que possible. Par exemple, j'étudie la respiration d'une feuille pendant un temps assez court, puis je la recouvre partiellement ou totalement d'un enduit et la replace dans les mêmes conditions que la première fois. La plupart du temps je choisis un certain nombre de feuilles que je répartissais en deux lots ; dans l'un des lots la surface des feuilles est laissée libre, dans l'autre la face inférieure est recouverte de vaseline ; j'expose alors chacun de ces lots, à l'obscurité, pendant le même temps, dans un volume déterminé d'air atmosphérique ou d'hydrogène.

Il est nécessaire de s'assurer d'abord, avant d'étudier l'influence exercée par la diminution du nombre des stomates, que les objets d'expériences sont bien comparables entre eux et que

les différences observées dans les résultats ne sont pas dues à des variations individuelles. Dans ce but il suffit de comparer la respiration de deux feuilles opposées, ou de deux feuilles prises sur deux rameaux voisins, au même degré de développement, ou encore des deux moitiés d'une même feuille (obtenues par exemple par deux sections parallèles faites de chaque côté de la nervure médiane). Les chiffres obtenus montrent bien l'identité presque absolue, au point de vue respiratoire, entre les éléments mis en expérience. Ainsi, avec deux feuilles opposées sans pétiole de *Psidium Cattleianum* Lindl., l'intensité et le quotient respiratoires ont été égaux, pour l'une d'elles, à 0,130 et 0,70 et pour l'autre à 0,140 et 0,71.

Dans ces conditions, je me suis d'abord servi, pour obturer les stomates, de gélatine glycérinée, obtenue en faisant dissoudre 15 grammes de gélatine dans 30 centimètres cubes d'eau et en ajoutant 60 grammes de glycérine. L'emploi de cette substance m'a donné de nombreux déboires et j'ai observé fréquemment que les feuilles, qui en avaient été enduites, respiraient plus activement que celles dont la surface était restée libre. Les expériences suivantes sont très démonstratives à ce sujet.

Un limbe de *Citrus Aurantium* L. est placé, aussitôt coupé, dans un volume de 25 centimètres cubes à l'obscurité, pendant une heure ; au bout de ce temps, le même limbe est recouvert à sa face inférieure d'une couche de gélatine glycérinée et reporté dans les mêmes conditions que la première fois.

L'analyse des gaz a donné pour la première expérience :

CO ² gramme heure.....	0,109
O —	0,164
CO ²	
O).....	0,66

et pour la deuxième :

CO ² gramme heure.....	0,129
O —	0,244
CO ²	
O).....	0,53

L'augmentation de l'intensité respiratoire, pour l'oxygène absorbé, est égale ici à la moitié de sa valeur primitive.

Quatre feuilles opposées de *Psidium Cattleianum*, coupées à

deux nœuds successifs, sont réparties en deux lots, A et B, comprenant chacun un limbe de chaque nœud, par conséquent aussi identiques que possible, comme l'indiquent leurs poids respectifs, 0,930 et 0,947 grammes. Je recouvre la face inférieure des feuilles du lot B d'une couche de gélatine et j'expose aussitôt A et B à l'obscurité, dans le même volume d'air, pendant quatre heures à la température du laboratoire.

L'analyse des gaz m'a donné les chiffres suivants :

Lot A	{	CO ² gramme heure.....	0,097
		0 —	0,127
		$\frac{\text{CO}^2}{0}$	0,76
Lot B	{	CO ² gramme heure	0,107
		0 —	0,151
		$\frac{\text{CO}^2}{0}$	0,71

Un limbe de *Sophora secundiflora* Lag. est divisé, par deux sections parallèles faites de chaque côté de la nervure médiane, en deux moitiés, *a* et *b*, dont l'une, *b*, est gélatinée à sa face inférieure ; *a* et *b* sont placées à l'obscurité, dans le même volume d'air, pendant le même temps à la température de 20 degrés.

<i>a</i>	{	CO ² gramme heure.....	0,149
		0 —	0,172
		$\frac{\text{CO}^2}{0}$	0,86
<i>b</i>	{	CO ² gramme heure.....	0,144
		0 —	0,208
		$\frac{\text{CO}^2}{0}$	0,69

Un limbe de *Ficus elastica* Roxb. est partagé, comme dans l'expérience précédente, en deux moitiés, *a* et *b* ; *b* est recouverte complètement d'une couche de gélatine.

<i>a</i>	{	CO ² gramme heure.....	0,119
		0 —	0,149
		$\frac{\text{CO}^2}{0}$	0,80
<i>b</i>	{	CO ² gramme heure.....	0,136
		0 —	0,184
		$\frac{\text{CO}^2}{0}$	0,74

Ces expériences montrent nettement que la gélatine glycinée active la respiration. D'autre part, j'ai observé qu'à la fin des expériences les feuilles gélatinées présentaient une coloration légèrement jaunâtre et un état de dessiccation assez prononcé. Je m'en suis rendu compte facilement en pesant, avant et après un séjour de quelques heures à l'obscurité, deux limbes dont l'un a été enduit complètement d'une couche de gélatine glycinée. Ainsi, deux limbes de *Psidium Cattlejanum*, A et B, sont placés côte à côte, à l'obscurité, de huit heures et demie du matin à cinq heures et demie du soir; leurs poids respectifs sont, au début, $P = 0,440$ et $P' = 0,450$ grammes; à la fin de l'expérience ces poids sont égaux, le premier à $0,384$, le deuxième à $0,316$. Le limbe A a perdu par la transpiration $0,056$ grammes, tandis que B a subi une diminution de $0,134$ grammes. Il y a évidemment, dans ce cas, une perte de poids provoquée par la gélatine glycinée. J'ai dû renoncer, pour cette raison, à employer cette substance et ai pensé à utiliser la végétaline, fusible à basse température. La végétaline provoque, elle aussi, une excitation de la respiration, comme le montre l'expérience suivante : je choisis sur un rameau de *Celastrus edulis* Vahl. quatre groupes de deux feuilles opposées et je recouvre complètement quatre d'entre elles (B) d'une couche de végétaline, de sorte qu'à chaque nœud se trouvent un limbe à surface libre et un limbe complètement enduit de végétaline. Le rameau est placé alors dans un endroit obscur, l'extrémité plongeant dans l'eau, pendant trois heures. Au bout de ce temps les limbes sont coupés et répartis en deux groupes, A et B, que j'expose séparément, dans le même volume d'air et pendant le même temps à l'obscurité. L'analyse des gaz a donné les résultats suivants :

A	{	CO ² gramme heure.....	0,161
		0 —	0,199
		$\frac{\text{CO}^2}{0}$	0,80
B	{	CO ² gramme heure.....	0,201
		0 —	0,217
		$\frac{\text{CO}^2}{0}$	0,92

Une autre expérience, faite dans les mêmes conditions que

la précédente, avec des limbes de *Ligustrum japonicum* Thunbg. m'a indiqué aussi que la végétaline active la respiration.

A la suite de ces recherches, j'ai renoncé à me servir, pour recouvrir les feuilles, des substances qu'il est nécessaire de rendre liquides avant leur emploi et qui pénètrent sans doute plus facilement dans les tissus que les matières solides, et j'ai employé la vaseline, qui, selon Blackmann, obture parfaitement les stomates et ne présente pas l'inconvénient, observé avec la gélatine glycinée, de dessécher les feuilles.

On a pu remarquer que, dans les expériences qui viennent d'être décrites, et qui ont été faites, pour la plupart, aussitôt après avoir détaché les feuilles de la plante, l'occlusion des stomates par la gélatine diminue le quotient respiratoire. Au contraire, en laissant séjourner les rameaux feuillés quelques heures à l'obscurité, avant d'en détacher les limbes et de les introduire dans l'atmosphère confinée, j'ai constaté une aug-

mentation de $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ avec les feuilles recouvertes de gélatine ou de végétaline; c'est ce que montre bien l'expérience faite avec le *Celastrus edulis*, citée plus haut, ainsi que la suivante :

Deux limbes, A et B, de *Psidium Cattleianum*, dont l'un (B) est complètement recouvert d'une couche de gélatine glycinée, mis aussitôt dans l'atmosphère confinée, présentent des quotients respiratoires égaux, pour A, à 0,73 et, pour B, à 0,62; au contraire, l'expérience faite seulement après un séjour préalable de trois heures et demie à l'obscurité donne comme valeurs de $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$, pour A, 0,78 et, pour B, 0,86.

Ces variations du quotient respiratoire ne sont pas dues, comme on pourrait le croire, à la nature de la substance employée, car de nouvelles expériences, effectuées en utilisant la vaseline, ont donné des résultats de même ordre. Ainsi, avec des moitiés de limbes de *Sophora secundiflora*, dont les unes (A) ont leur surface libre, les autres (B) sont recouvertes à la face inférieure d'une couche de vaseline, mises en expérience soit immédiatement, soit après un séjour préalable de deux heures et demie à l'obscurité, $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ est égal, dans le premier cas, pour A, à 0,77

et, pour B, à 0,52, dans le deuxième cas, pour A, à 0,84 et, pour B, à 0,90.

On peut expliquer ces divergences dans les résultats en admettant que le gaz carbonique est retenu au début à l'intérieur des tissus, par suite de la résistance qu'il éprouve à franchir la face de la feuille gélatinée ou vaselinée ; le débit normal de son dégagement ne s'établit alors qu'au bout de quelque temps, lorsque le suc cellulaire en est suffisamment saturé.

Les causes d'erreurs précédentes étant éliminées, voici, d'une manière générale, la technique que j'ai suivie : sur un ou plusieurs rameaux coupés dans la matinée, après avoir choisi deux ou plusieurs feuilles aussi identiques que possible, le plus souvent opposées, je recouvre la face inférieure de l'une ou de plusieurs d'entre elles d'une couche de vaseline, et je place le tout à l'obscurité, l'extrémité de la tige plongeant dans l'eau, pendant deux à trois heures. Au bout de ce temps je détache successivement les limbes laissés intacts (A), puis les limbes vaselinés (B) et expose chacun des lots A et B à l'obscurité, suivant le procédé ordinaire, pour étudier leur respiration normale. Dans les expériences qui ont porté sur la respiration intramoléculaire, je divise auparavant A et B, chacun en deux lots, *a* et *a'*, *b* et *b'*, que je place séparément, par exemple *a* et *b* dans de l'air normal, *a'* et *b'* dans une atmosphère d'hydrogène.

Voici la description des expériences (je tiens compte naturellement, dans les calculs, du volume occupé par la vaseline).

Pirus communis L.

Air atmosphérique $\text{CO}_2 = 0$ $\text{O} = 20,73$

Deux *limbes* sont coupés au sommet de deux rameaux voisins ; celui dont la face inférieure est recouverte de vaseline a une surface un peu plus petite que l'autre.

Limbe non vaseliné.

	$p = 0,548$	$v = 15$	$t = 17$	$d = 3$
Volume initial.....		399,3		
Vol. après abs. par KOH.....		390,0		CO_2 gramme heure = 0,203.
CO_2		9,3		
CO_2 dégagé p. 100.....		2,32		
Volume initial.....		388,3		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		308,3		O gramme heure = 0,218.
$\text{CO}_2 + \text{O}$		80		
$\text{CO}_2 + \text{O}$ p. 100.....		20,60		$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,93.$
O absorbé p. 100.....		2,48		

Limbe vaseliné à la face inférieure.

$p = 0,478$	$v = 15$	$t^{\circ} = 17$	$d = 3$
Volume initial.....	411,8		
Vol. après abs. par KOH.....	406,0	CO^2 gramme heure = 0,140.	
CO^2	5,8		
CO^2 dégagé p. 100.....	1,40		
Volume initial.....	392,0		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	310,8	O gramme heure = 0,140.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	81,2		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,71	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,00.$	
O absorbé p. 100.....	1,40		

J'ai étudié aussi sur la même espèce la respiration intramoléculaire; ici, les deux feuilles choisies, A et B, sont divisées chacune en deux moitiés, a et a' , b et b' , par deux sections parallèles à la nervure médiane; j'obtiens ainsi quatre moitiés de limbes (sans la nervure médiane), qui sont placées séparément. les unes, a et b , dans de l'air, les autres, a' et b' , dans l'hydrogène.

1/2 limbes non vaselinés.

a	$p = 0,181$	$v = 10$	$t^{\circ} = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	391,2			
Vol. après abs. par KOH.....	385,1	N gramme heure = 0,210.		
N	6,1			
N dégagé p. 100.....	1,55			

a'	$p = 0,174$	$v = 10$	$t^{\circ} = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	391,9			
Vol. après abs. par KOH.....	388,6	I gramme heure = 0,118.		
I	3,3			
I p. 100.....	0,84	$\frac{\text{I}}{\text{N}} = 0,56.$		

1/2 limbes vaselinés à la face inférieure.

b	$p = 0,202$	$v = 10$	$t^{\circ} = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	395,3			
Vol. après abs. par KOH.....	390,6	N gramme heure = 0,143.		
N	4,7			
N p. 100.....	1,18			

b'	$p = 0,197$	$v = 10$	$t^{\circ} = 15 \frac{1}{2}$	$d = 4$
Volume initial.....	410,1			
Vol. après abs. par KOH.....	407,0	I gramme heure = 0,093.		
I	3,1			
I p. 100.....	0,75	$\frac{\text{I}}{\text{N}} = 0,65.$		

Nerium Oleander L.

Air atmosphérique $\text{CO}^2 = 0$ $\text{O} = 20,74$

Deux limbes sont coupés au même nœud.

1 limbe non vaseliné.

	$p=1,115$	$v=25$	$t^{\circ}=18$	$d=3$
Volume initial.....		390,8		
Vol. après abs. par KOH.....		385,5		
CO ²		5,3		CO ² gramme heure = 0,096.
CO ² dégagé p. 100.....		1,35		
Volume initial.....		403,9		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		321,0		O gramme heure = 0,115.
CO ² + O.....		82,9		
CO ² + O p. 100.....		20,52	$\frac{CO}{O}=0,83.$	
O absorbé p. 100.....		1,62		

1 limbe vaseliné à la face inférieure.

	$p=1,228$	$v=25$	$t^{\circ}=18$	$d=3.$
Volume initial.....		400,4		
Vol. après abs. par KOH.....		396,6		CO ² gramme heure = 0,060.
CO ²		3,8		
CO ² dégagé p. 100.....		0,94		
Volume initial.....		390,9		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		310,0		O gramme heure = 0,064.
CO ² + O.....		80,9		
CO ² + O p. 100.....		20,69	$\frac{CO^2}{O}=0,94.$	
O absorbé p. 100.....		1,00		

Deux feuilles opposées ont servi, comme dans l'expérience précédente, à étudier la respiration intramoléculaire.

1/2 limbes non vaselinés.

	a	$p=0,428$	$v=15$	$t^{\circ}=16$	$d=4$
Volume initial.....			389,5		
Vol. après abs. par KOH.....			386,0		N gramme heure = 0,0757.
N.....			3,5		
N p. 100.....			0,89		
	a'	$p=0,478$	$v=15$	$t^{\circ}=16$	$d=4$
Volume initial.....			392,4		
Vol. après abs. par KOH.....			388,2		l gramme heure = 0,0751.
l.....			3,9		
l p. 100.....			0,99	$\frac{l}{N}=0,99.$	

1/2 limbes vaselinés à la face inférieure.

	b	$p=0,543$	$v=15$	$t^{\circ}=16$	$d=4$
Volume initial.....			390,5		
Vol. après abs. par KOH.....			386,4		N gramme heure = 0,069.
N.....			4,1		
N p. 100.....			1,04		
	b'	$p=0,498$	$v=15$	$t^{\circ}=16$	$d=4$
Volume initial.....			410,7		
Vol. après abs. par KOH.....			406,0		l gramme heure = 0,082.
l.....			4,7		
l p. 100.....			1,14	$\frac{l}{N}=1,19.$	

***Metrosideros vera* Rhump.**Air atmosphérique $\text{CO}^2=0$ $\text{O}=20,73$

Quatre *feuilles* de l'année précédente sont prises à deux nœuds consécutifs sur le même rameau.

2 *limbes non vaselinés*.

$p=0,894$	$v=10$	$t^0=17$	$d=2$
Volume initial.....	420,2		
Vol. après abs. par KOH.....	417,0	CO^2 gramme heure $=0,033$.	
CO^2	3,2		
CO^2 dégagé p. 100.....	0,76		
Volume initial.....	425,6		
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	339,0	O gramme heure $=0,063$.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	86,6		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,34	$\frac{(\text{CO}^2)}{(\text{O})} = 0,60$.	
O absorbé p. 100.....	1,25		

2 *limbes vaselinés à la face inférieure*.

$p=0,900$	$v=10$	$t^0=17$	$d=2$
Volume initial.....	405,6		
Vol. après abs. par KOH.....	403,3	CO^2 gramme heure $=0,028$.	
CO^2	2,3		
CO^2 dégagé p. 100.....	0,56		
Volume initial.....	404,1		
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	321,0	O gramme heure $=0,039$.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$	83,1		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....	20,56	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,72$.	
O absorbé p. 100.....	0,77		

Huit *feuilles* opposées sont coupées à quatre nœuds successifs.

1/2 *limbes non vaselinés*.

a	$p=0,547$	$v=10$	$t^0=15$	$d=3$
Volume initial.....	403,3			
Vol. après abs. par KOH.....	398,0	N gramme heure $=0,075$.		
N	5,3			
N p. 100.....	1,31			
a'	$p=0,567$	$v=10$	$t^0=15$	$d=3$
Volume initial.....	396,3			
Vol. après abs. par KOH.....	391,1	I gramme heure $=0,072$.		
I	5,2			
I p. 100.....	1,31	$\frac{\text{I}}{\text{N}} = 0,96$.		

1/2 *limbes vaselinés à la face inférieure*.

b	$p=0,556$	$v=10$	$t^0=15$	$d=3$
Volume initial.....	396,1			
Vol. après abs. par KOH.....	392,3	N gramme heure $=0,053$.		
N	3,8			
N p. 100.....	0,95			

b'	$p=0,563$	$v=10$	$t^o=15$	$d=3$
Volume initial.....		392,0		
Vol. après abs. par KOH.....		387,0	1 gramme heure = 0,070.	
I.....		5		
I p. 100.....		1,27	$\frac{I}{N}=1,32.$	

Celastrus edulis Vahl.Air atmosphérique $CO^2=0$ $O=20,74$ Huit feuilles opposées sont coupées à quatre nœuds successifs du même rameau.
1/2 limbes non vaselinés.

a	$p=0,437$	$v=10$	$t^o=16$	$d=3$
Volume initial.....		394,1		
Vol. après abs. par KOH.....		385,2	CO^2 gramme heure = 0,164.	
CO^2		8,9		
CO^2 dégagé p. 100.....		2,25		
Volume initial.....		401,6		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		349,3	O gramme heure — 0,188.	
CO^2+O		82,3		
CO^2+O p. 100.....		20,49	$\frac{CO^2}{O}=0,87.$	
O absorbé p. 100.....		2,56		
a'	$p=0,412$	$v=10$	$t^o=16$	$d=3$
Volume initial.....		389,6		
Vol. après abs. par KOH.....		385,7	1 gramme heure = 0,077.	
I.....		3,9		
I p. 100.....		1,00	$\frac{I}{N}=0,47.$	

1/2 limbes vaselinés à la face inférieure.

b	$p=0,365$	$v=10$	$t^o=16$	$d=3$
Volume initial.....		412,4		
Vol. après abs. par KOH.....		405,8	CO^2 gramme heure = 0,140.	
CO^2		6,6		
CO^2 dégagé p. 100.....		1,60		
Volume initial.....		398,9		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		316,3	O gramme heure = 0,144.	
CO^2+O		82,6		
CO^2+O p. 100.....		20,70	$\frac{CO^2}{O}=0,97.$	
O absorbé p. 100.....		1,65		
b'	$p=0,355$	$v=10$	$t^o=16$	$d=3$
Volume initial.....		401,8		
Vol. après abs. par KOH.....		397,9	1 gramme heure = 0,087.	
I.....		3,9		
I p. 100.....		0,97	$\frac{I}{N}=0,62.$	

Viburnum Tinus L.Air atmosphérique $CO^2=0$ $O=20,76$ Deux feuilles opposées sont coupées sur un rameau portant déjà quelques fleurs.
1 limbe non vaseliné.

$p=0,661$	$v=15$	$t^0=17$	$d=2$
Volume initial.....	398,6		
Vol. après abs. par KOH.....	396,6	CO^2 gramme heure = 0,054.	
CO ²	2,0		
CO ² dégagé p. 100.....	0,50		
Volume initial.....	392,1		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	311,1	O gramme heure = 0,068.	
CO ² + O.....	81,0		
CO ² + O p. 100.....	20,65	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,79.$	
O absorbé p. 100.....	0,63		

4 limbe vaseliné à la face inférieure.

$p=0,796$	$v=15$	$t^0=17$	$d=2$
Volume initial.....	391,3		
Vol. après abs. par KOH.....	389,1	CO^2 gramme heure = 0,049.	
CO ²	2,2		
CO ² dégagé p. 100.....	0,56		
Volume initial.....	391,3		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	310,3	O gramme heure = 0,055.	
CO ² + O.....	81,0		
CO ² + O p. 100.....	20,70	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,88.$	
O absorbé p. 100.....	0,63		

Raphiolepis ovata.

Air atmosphérique $\text{CO}^2=0$ O = 20,74

Deux feuilles sont prises au sommet de deux rameaux voisins.

1 limbe non vaseliné.

$p=0,855$	$v=10$	$t^0=17$	$d=2 \frac{1}{2}$
Volume initial.....	399,0		
Vol. après abs. par KOH.....	394,9	CO^2 gramme heure = 0,043.	
CO ²	4,1		
CO ² dégagé p. 100.....	1,02		
Volume initial.....	414,6		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	330,1	O gramme heure = 0,062.	
CO ² + O.....	84,5		
CO ² + O p. 100.....	20,38	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,69.$	
O absorbé p. 100.....	1,47		

4 limbe vaseliné à la face inférieure.

$p=0,707$	$v=10$	$t^0=17$	$d=2 \frac{1}{2}$
Volume initial.....	392,9		
Vol. après abs. par KOH.....	389,9	CO^2 gramme heure = 0,039.	
CO ²	3,0		
CO ² dégagé p. 100.....	0,76		
Volume initial.....	387,0		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	307,0	O gramme heure = 0,043.	
CO ² + O.....	80,0		
CO ² + O p. 100.....	20,67	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,89.$	
O absorbé p. 100.....	0,85		

Psoralea bituminosa L.Air atmosphérique $\text{CO}^2 = 0$ $\text{O} = 20,73$ Six feuilles opposées sont coupées à trois nœuds, sur deux branches voisines.
1/2 limbes non vaselinés.

<i>a</i>	$p = 0,427$	$v = 10$	$t^0 = 16$	$d = 3$
Volume initial.....		389,9		
Vol. après abs. par KOH.....		380,5	CO^2 gramme heure $= 0,180$.	
CO^2		9,4		
CO^2 dégagé p. 100.....		2,41		
Volume initial.....		432,7		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		345,5	O gramme heure $= 0,236$.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$		87,2		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....		20,15	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,76$.	
O absorbé p. 100.....		3,14		
<i>a'</i>	$p = 0,430$	$v = 10$	$t^0 = 16$	$d = 3$
Volume initial.....		391,6		
Vol. après abs. par KOH.....		390,9	I gramme heure $= 0,069$.	
I		3,7		
I p. 100.....		0,93	$\frac{\text{I}}{\text{N}} = 0,38$.	

1/2 limbes vaselinés à la face inférieure.

<i>b</i>	$p = 0,450$	$v = 10$	$t^0 = 16$	$d = 3$
Volume initial.....		383,2		
Vol. après abs. par KOH.....		374,2	CO^2 gramme heure $= 0,165$.	
CO^2		9,0		
CO^2 dégagé p. 100.....		2,34		
Volume initial.....		384,5		
Vol. après abs. par pyrog. KOH..		306,8	O gramme heure $= 0,211$.	
$\text{CO}^2 + \text{O}$		77,7		
$\text{CO}^2 + \text{O}$ p. 100.....		20,20	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,78$.	
O observé p. 100.....		3,00		
<i>b'</i>	$p = 0,436$	$v = 10$	$t^0 = 16$	$d = 3$
Volume initial.....		429,3		
Vol. après abs. par KOH.....		424,8	I gramme heure $= 0,076$.	
I		4,5		
I p. 100.....		1,04	$\frac{\text{I}}{\text{N}} = 0,46$.	

Ceratonia Siliqua L.Air atmosphérique $\text{CO}^2 = 0$ $\text{O} = 20,73$

Quatre feuilles opposées, de l'année précédente, sont coupées à deux nœuds successifs du même rameau.

1/2 limbes non vaselinés.

<i>a</i>	$p = 0,533$	$v = 10$	$t^0 = 17$	$d = 3$
Volume initial.....		391,2		
Vol. après abs. par KOH.....		385,2	CO^2 gramme heure $= 0,090$.	
CO^2		6,0		
CO^2 dégagé p. 100.....		1,53		

Volume initial.....	396,8	
Vol. après abs. par pyrog. KOH...	315,9	O gramme heure = 0,416.
CO ² + O.....	80,9	
CO ² + O p. 100... ..	20,38	$\frac{CO^2}{O} = 0,77.$
O absorbé p. 100.....	4,97	
a' p = 0,517	v = 10	t° = 17 d = 3
Volume initial.....	387,0	
Vol. après abs. par KOH.....	379,7	1 gramme heure = 0,414.
I.....	7,3	
I p. 100	4,88	$\frac{I}{N} = 1,26.$
1/2 limbes vaselinés à la face inférieure.		
b p = 0,550	v = 10	t° = 17 d = 3
Volume initial.....	394,2	
Vol. après abs. par KOH.....	389,2	CO ² gramme heure = 0,072.
CO ²	5,00	
CO ² dégagé p. 100.....	4,26	
Volume initial.....	394,3	
Vol. après abs. par pyrog. KOH..	313,6	O gramme heure = 0,092.
CO ² + O	80,7	
CO ² + O p. 100.....	20,46	$\frac{CO^2}{O} = 0,78.$
O absorbé p. 100.....	4,60	
b' p = 0,593	v = 10	t° = 17 d = 3
Volume initial.....	388,0	
Vol. après abs. par KOH.....	379,8	1 gramme heure = 0,414.
I.....	8,2	
I p. 100	2,14	$\frac{I}{N} = 1,54.$

On voit immédiatement que les limbes foliaires, recouverts de vaseline, chez lesquels tous les stomates, ou du moins le plus grand nombre d'entre eux, sont bouchés, présentent, relativement aux limbes normaux, une énergie respiratoire plus faible; un quotient respiratoire et un rapport $\frac{I}{N}$ plus élevés; ce sont précisément les caractères

qui distinguent, comme on l'a vu, le limbe des autres parties végétatives (pétiole, tige). On est donc autorisé à admettre, au point de vue respiratoire, une certaine analogie entre les limbes vaselinés et ces derniers organes. La tige, le pétiole présentent, en effet, relativement au limbe, non seulement une surface beaucoup plus petite sous le même poids, mais en outre, pour la même surface, des stomates moins nombreux, toutes causes qui rendent plus difficiles les échanges gazeux. Il est d'ailleurs facile de s'en rendre compte en étudiant la transpira-

tion comparée du limbe, du pétiole et de la tige. L'émission de vapeur d'eau se faisant par les mêmes voies que les échanges gazeux respiratoires, c'est-à-dire par la cuticule et les stomates, on pourra avoir une idée approximative de la facilité avec laquelle les gaz pénètrent dans les organes soumis à l'expérience, ou en sortent, par la connaissance de leur transpiration. Dans ce but, j'ai comparé la transpiration du limbe, du pétiole qui le supporte et de la partie correspondante de la tige : il suffit, pour cela, de peser chacun de ces organes avant et après leur séjour, côte à côte, à l'obscurité, pendant le même temps (les sections sont entourées d'une petite boule de cire molle). Si p et p' sont les poids en grammes de chacun des objets avant et après l'expérience, $p-p'$ représenteront la quantité d'eau transpirée par cet objet, quantité qui, rapportée à l'unité de poids, et désignée alors par T , permettra la comparaison entre les divers organes. La durée de chaque expérience a rarement dépassé trente minutes.

Bryonia dioica Jacq. $d=55'$

2 limbes pris à deux nœuds consécutifs.

$$p-p'=1,973-1,900=0,073$$

$$T=0,0369$$

2 pétioles..... $p-p'=0,563-0,559=0,004$

$$T=0,0071$$

Tige..... $p-p'=1,892-1,883=0,007$

$$T=0,0037$$

Viburnum Tinus L. $d=50'$

2 limbes..... $p-p'=2,264-2,216=0,048$

$$T=0,0212$$

Tige..... $p-p'=0,559-0,558=0,001$

$$T=0,0017$$

Rumex Lunaria L. $d=30'$

2 limbes coupés à deux nœuds successifs.

$$p-p'=4,464-4,360=0,104$$

$$T=0,0232$$

2 pétioles..... $p-p'=0,962-0,953=0,007$

$$T=0,0072$$

Tige..... $p-p'=2,115-2,114=0,001$

$$T=0,0004$$

Nerium Oleander L. $d=30'$

2 limbes coupés à deux nœuds consécutifs.

$$p-p'=1,755-1,725=0,030$$

$$T=0,0170$$

Tige..... $p-p'=1,369-1,368=0,001$

$$T=0,0007$$

Psoralea bituminosa L. $d=30'$

3 limbes à l'extrémité d'un même pétiole.

$$p-p'=2,440-2,310=0,130$$

$$T=0,0532$$

1 pétiole..... $p-p'=0,937-0,930=0,007$

$$T=0,0074$$

Lonicera implexa Ait. $d=30'$

2 limbes coupés à deux nœuds successifs.

$$p-p'=1,030-1,001=0,029$$

$$T=0,0281$$

Tige..... $p-p'=0,261-0,260=0,001$

$$T=0,0038$$

Geranium molle L. $d=30'$

2 limbes coupés à l'extrémité de longs pétioles.

$$p-p'=0,600-0,515=0,085$$

$$T=0,1416$$

2 pétioles..... $p-p'=1,112-1,105=0,007$

$$T=0,0062$$

Borrago officinalis L. $d=30'$ 1 limbe..... $p-p'=2,006-1,952=0,054$

$$T=0,0269$$

1 pétiole..... $p-p'=0,824-0,818=0,006$

$$T=0,0072$$

Lavatera olbia L. $d=30'$ 1 limbe..... $p-p'=1,374-1,301=0,073$

$$T=0,0531$$

1 pétiole..... $p-p'=0,370-0,3695=0,0005$

$$T=0,0013$$

Vicia Faba L. $d=30'$

2 limbes pris à deux nœuds successifs.

$$p-p'=1,101-1,059=0,042$$

$$T=0,0381$$

Tige..... $p-p'=1,320-1,315=0,005$

$$T=0,0037$$

Mercurialis annua L. $d=30'$

2 limbes pris à deux nœuds successifs.

$$p-p'=0,735-0,704=0,031$$

$$T=0,0421$$

2 pétioles..... $p-p'=0,135-0,132=0,003$

$$T=0,0222$$

Tige..... $p-p'=1,044-1,042=0,002$

$$T=0,0019$$

Metrosideros vera Rhump. $d=30'$

2 limbes coupés à deux nœuds consécutifs.

$$p-p'=1,091-1,084=0,007$$

$$T=0,0065$$

Tige..... $p-p'=0,4185-0,418=0,0005$

$$T=0,00119$$

Ruscus hypophyllum L. $d=36'$

2 cladodes prises à deux nœuds consécutifs.

$$p-p'=1,354-1,338=0,016$$

$$T=0,0118$$

Tige..... $p-p'=0,3385-0,338=0,0005$

$$T=0,00147$$

Asparagus albus L. $d=30'$ Nombreuses cladodes..... $p-p'=0,153-0,147=0,006$

$$T=0,0309$$

Tige épineuse..... $p-p'=0,067-0,0662=0,0008$

$$T=0,0119$$

Il est facile de remarquer que la quantité de vapeur d'eau émise à l'obscurité par la tige et par le pétiole est toujours inférieure à celle qu'exhale le limbe. Par exemple, pour le pétiole, les

valeurs de la transpiration, comparées à celles du limbe, varient entre $\frac{2,54}{100}$ et $\frac{52,7}{100}$; et pour la tige, entre $\frac{1,7}{100}$ et $\frac{38,6}{100}$.

Une étude analogue, faite sur des limbes dont la surface est laissée libre et sur des limbes dont la face inférieure est recouverte d'une couche de vaseline, indique, dans ce dernier cas, une diminution de la transpiration.

Bryonia dioica Jacq.			$d=30'$
1 limbe non vaseliné.....	$p-p'=1,166-1,1103=0,0555$		$T=0,0475$
1 limbe vaseliné à la face inférieure.....	$p-p'=1,202-1,189=0,013$		$T=0,0108$
Viburnum Tinus L.			$d=30'$
1 limbe non vaseliné.....	$p-p'=0,854-0,845=0,009$		$T=0,0105$
1 limbe vaseliné à la face inférieure.....	$p-p'=0,835-0,834=0,001$		$T=0,0011$
Rumex Lunaria L.			$d=30'$
1 limbe non vaseliné.....	$p-p'=1,167-1,125=0,042$		$T=0,0359$
1 limbe vaseliné à la face inférieure.....	$p-p'=1,116-1,094=0,022$		$T=0,0197$
Nerium Oleander L.			$d=30'$
1 limbe non vaseliné.....	$p-p'=1,035-1,012=0,023$		$T=0,0222$
1 limbe vaseliné à la face inférieure.....	$p-p'=0,979-0,9755=0,0035$		$T=0,0036$
Vicia Faba L.			$d=30'$
1 limbe non vaseliné.....	$p-p'=0,8275-0,788=0,0395$		$T=0,0477$
1 limbe vaseliné à la face inférieure.....	$p-p'=0,771-0,753=0,018$		$T=0,0233$
Lonicera implexa Ait.			$d=30'$
1 limbe non vaseliné.....	$p-p'=0,461-0,438=0,023$		$T=0,0498$
1 limbe vaseliné à la face inférieure.....	$p-p'=0,4785-0,475=0,0035$		$T=0,0073$
Psoralea bituminosa L.			$d=30'$
1 limbe non vaseliné.....	$p-p'=0,428-0,404=0,024$		$T=0,056$
1 limbe vaseliné à la face inférieure.....	$p-p'=0,5465-0,5295=0,017$		$T=0,0311$
Lavatera olbia L.			$d=30'$
1 limbe non vaseliné.....	$p-p'=1,0975-1,041=0,0565$		$T=0,0514$

1 *limbe vaseliné à la face*
 inférieure $p-p'=1,008-0,972=0,036$ $T=0,0357$

La transpiration des limbes vaselinés n'est qu'une fraction, quelquefois assez faible, de ce qu'elle serait normalement, puisque, relativement à la transpiration des limbes non vaselinés, elle n'atteint que des valeurs comprises entre $\frac{10,47}{100}$ et $\frac{69,45}{100}$.

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS

En résumé, on peut tirer de cette étude sur l'influence de l'aération différentes conclusions concernant la technique à suivre et les résultats obtenus. Tout d'abord il ne faut pas se servir, pour boucher les stomates, de substances qui ne sont utilisables qu'après avoir été rendues liquides, et qui activent la respiration, agissant ainsi comme des excitants, je veux parler ici de la gélatine glycéinée et de la végétaline; il vaut mieux employer les corps tels que la vaseline, qui peuvent s'étendre facilement en couche mince à la surface des feuilles.

D'autre part il est nécessaire, avant de placer les organes dans l'atmosphère confinée, de les exposer pendant quelques heures à l'obscurité, après avoir recouvert un certain nombre d'entre eux de l'enduit destiné à obturer les stomates. Le gaz carbonique est retenu, en effet, au début, à l'intérieur des tissus, par suite de la résistance qu'il éprouve à franchir la face des limbes recouverts de vaseline, et le débit normal de son dégagement ne s'établit qu'au bout de quelque temps, lorsque le suc cellulaire en est suffisamment saturé. Cette rétention de l'acide carbonique par les limbes vaselinés est bien mise en évidence par la baisse de $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$.

En prenant ces précautions, c'est-à-dire en employant la vaseline et en plaçant les feuilles pendant trois heures environ à l'obscurité avant l'expérience, j'ai observé que les limbes dont la face inférieure est enduite d'une couche de vaseline respirent

moins activement que ceux dont la surface est libre, ont un quotient $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ et un rapport $\frac{\text{I}}{\text{N}}$ plus élevés, comme le montre le tableau suivant :

	Limbes non vaselinés.				Limbes vaselinés à la face inférieure.			
	Int. resp. (Oxygène.)	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$	I	$\frac{\text{I}}{\text{N}}$	Int. resp. (Oxygène.)	$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$	I	$\frac{\text{I}}{\text{N}}$
<i>Pirus communis</i>	0,218	0,93	0,118	0,56	0,140	1,00	0,093	0,65
<i>Nerium Oleander</i>	0,115	0,83	0,075	0,99	0,064	0,94	0,082	1,19
<i>Metrosideros vera</i>	0,063	0,60	0,072	0,96	0,039	0,72	0,070	1,32
<i>Celastrus edulis</i>	0,188	0,87	0,077	0,47	0,144	0,97	0,087	0,62
<i>Viburnum Tinus</i>	0,068	0,79	»	»	0,055	0,88	»	»
<i>Raphiolepis ovata</i>	0,062	0,69	»	»	0,043	0,89	»	»
<i>Psoralea bituminosa</i> ..	0,236	0,76	0,069	0,38	0,211	0,78	0,076	0,46
<i>Ceratonia Siliqua</i>	0,116	0,77	0,114	1,25	0,092	0,78	0,111	1,54

L'obstruction de la totalité ou d'une partie des stomates entraîne donc une diminution de l'intensité respiratoire normale, diminution égale, dans certains cas, à la moitié, dans d'autres cas, au $\frac{1}{3}$, au $\frac{1}{4}$, au $\frac{1}{5}$ et même au $\frac{1}{11}$ de sa valeur normale ; elle augmente sensiblement le quotient respiratoire, reste sans effet sur le dégagement anaérobie de CO^2 et élève le rapport $\frac{\text{I}}{\text{N}}$. Ces

caractères étant précisément ceux qui distinguent le limbe foliaire des autres parties végétatives de la plante, il semble logique d'admettre, au point de vue des échanges gazeux respiratoires, une certaine analogie entre ces derniers organes et les limbes vaselinés ; les uns et les autres offrent, comparativement aux limbes dont la surface est libre, moins de facilité au passage et à la circulation des gaz.

L'étude comparative de la transpiration, à l'obscurité, du limbe, du pétiole et de la tige, montre que le premier de ces organes transpire plus activement que les deux autres. Les quantités de vapeur d'eau, émises par unité de poids frais par le limbe, comparées à celles que dégage le pétiole, sont au moins 2 fois (*Mercurialis annua*), et au plus 39 fois (*Lacatera olbia*) plus fortes ; comparées à celles qu'exhale la tige, ces quantités sont au moins 2 fois et demie (cladodes de l'*Asparagus albus*), et au plus 58 fois plus élevées (*Rumex Lunaria*). Ces

chiffres indiquent aussi que le pétiole dégage un peu plus de vapeur d'eau que la tige.

En comparant la transpiration des limbes vaselinés à leur face inférieure avec celle de limbes à surface complètement libre, j'ai observé, dans le premier cas, une diminution de la transpiration ; cette dernière n'est quelquefois que les $\frac{10,47}{100}$

(*Viburnum Tinus*), mais peut atteindre les $\frac{69,45}{100}$ (*Lavatera albia*) de sa valeur normale. Les limbes vaselinés se rapprochent donc dans une certaine mesure, au point de vue de la transpiration et des échanges gazeux respiratoires, du pétiole et de la tige.

La comparaison des activités respiratoire et transpiratoire de limbes dont la surface est libre et de limbes dont la face inférieure est enduite d'une couche de vaseline permet de formuler sur le mode de passage des gaz, question très discutée comme on l'a vu au début de ce chapitre, et de la vapeur d'eau, la conclusion suivante :

Les échanges gazeux respiratoires se font surtout par la cuticule, la vapeur d'eau emprunte de préférence les stomates.

Ainsi, les quantités d'oxygène absorbé et de vapeur d'eau émise, rapportées à l'unité de poids, par des limbes normaux et des limbes vaselinés, sont respectivement égales, pour la respiration, à 0,115 et 0,064 (*Nerium Oleander*), à 0,068 et 0,055 (*Viburnum Tinus*), à 0,236 et 0,211 (*Psoralea bituminosa*), et pour la transpiration, à 0,0222 et 0,0036 (*Nerium Oleander*), à 0,0105 et 0,0011 (*Viburnum Tinus*), à 0,056 et 0,0311 (*Psoralea bituminosa*).

L'obstruction des stomates réduisant la transpiration dans des proportions plus considérables qu'elle ne diminue la respiration, il semble assez logique de considérer les stomates surtout comme des organes destinés au passage de la vapeur d'eau, et d'attribuer à la cuticule un rôle essentiel dans les échanges gazeux respiratoires.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Les résultats obtenus ont été exposés en détail à la fin de chaque chapitre ; j'y ajouterai ici quelques considérations générales.

Les parties vertes des végétaux, chargées essentiellement de la fonction chlorophyllienne, ont des caractères dans leur structure qui les distinguent des autres organes végétatifs de la même plante, au point de vue de la facilité des échanges gazeux. Ces caractères sont : d'une part une surface d'entrée et de sortie des gaz plus considérable, des stomates plus nombreux et des lacunes plus développées ; d'autre part des chloroleucites plus abondants et plus verts. On a vu que, parmi ces caractères, ceux qui favorisent l'aération des tissus contribuent principalement à assurer au limbe sa physiologie respiratoire spéciale, caractérisée, relativement au pétiole, à la tige et à la racine, par une énergie respiratoire plus forte, des quotients $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ et $\frac{\text{I}}{\text{N}}$ moins élevés.

On peut se demander s'il n'existe pas aussi une relation entre le nombre ou la nature des chloroleucites de la feuille et la fonction respiratoire. Dans ce but j'ai fait quelques expériences (1) comparatives sur des feuilles étiolées et sur des feuilles ayant

(1)

Vicia Faba L. (obscurité).

Sommets verts. <i>t</i> = 21°.	{	CO ² gramme heure.....	0,626
		O —	0,689
		$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$	0,90
		I gramme heure	0,225
		$\frac{\text{I}}{\text{N}}$	0,35
Sommets étiolés.	{	CO ² gramme heure	0,488
		O —	0,556
		$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$	0,87
		I gramme heure	0,214
		$\frac{\text{I}}{\text{N}}$	0,43

poussé complètement à l'obscurité, mais exposées pendant un à deux jours à l'action de la lumière. Après avoir coupé les feuilles, étiolées et vertes, je les plaçais pendant quinze heures environ sur une solution de saccharose à 5 p. 100, de façon à rétablir, dans la quantité des substances hydrocarbonées, l'équilibre rompu par l'assimilation chlorophyllienne au profit des feuilles exposées à la lumière. J'ai observé que le verdissement des leucites augmente légèrement l'intensité respiratoire normale, ne change pas sensiblement $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ et I, mais abaisse le rapport $\frac{\text{I}}{\text{N}}$.

J'ai fait les mêmes observations sur les parties vertes et sur les parties blanches d'une espèce à feuilles panachées, le *Ligustrum japonicum*. On voit que, ce qui contribue à donner aux feuilles

Suite de la note (1) de la page 100 :

Zea Mays L. (obscurité).

Feuilles vertes. $t^{\circ} = 26^{\circ}$.	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CO}^2 \text{ gramme heure} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,683
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{O} \quad \quad \quad \text{—} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,686
	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,99
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{I gramme heure} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,171
	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\text{I}}{\text{N}} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,25
Feuilles étiolées.	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CO}^2 \text{ gramme heure} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,544
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{O} \quad \quad \quad \text{—} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,557
	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,97
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{I gramme heure} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,181
	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\text{I}}{\text{N}} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,33

Hordeum vulgare L.

Feuilles vertes, $= 23^{\circ}$.	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CO}^2 \text{ gramme heure} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,266
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{O} \quad \quad \quad \text{—} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,311
	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,85
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{I gramme heure} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,116
	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\text{I}}{\text{N}} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,43
Feuilles étiolées.	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CO}^2 \text{ gramme heure} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,216
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{O} \quad \quad \quad \text{—} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,260
	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,83
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{I gramme heure} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,112
	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\text{I}}{\text{N}} \dots\dots\dots \end{array} \right.$	0,52

vertes une respiration un peu différente de celle des feuilles étiolées, ce sont surtout la qualité et peut-être le nombre des chloroleucites. Or le limbe foliaire renferme des chloroleucites plus abondants et plus verts que la tige et le pétiole, et il serait peut-être logique de penser que l'influence de ces deux caractères sur la respiration s'ajoute à celle de l'aération.

Est-il possible, en appliquant à la théorie zymasique les résultats que j'ai obtenus sur les échanges gazeux respiratoires particuliers des organes verts, de pénétrer le mécanisme de cette fonction chez les parties végétatives de la plante en général?

Dans cette théorie, on admet que la zymase exerce son action aussi bien en présence qu'en l'absence d'oxygène ; une

Suite de la note (1) de la page 100 :

<i>Triticum sativum</i> Lamk. (obscurité).		
Feuilles vertes, <i>t</i> ^o = 25°.	CO ² gramme heure.....	0,402
	O —	0,412
	CO ²	0,97
	O.....	0,106
	I gramme heure.....	0,26
	I N	0,26
Feuilles étiolées.	CO ² gramme heure.....	0,375
	O —	0,380
	CO ²	0,98
	O.....	0,117
	I gramme heure.....	0,31
	I N	0,31

Ligustrum japonicum Thunbg. Variété à feuilles panachées.

Parties vertes, <i>t</i> ^o = 26°.	CO ² gramme heure.....	0,679
	O —	0,802
	CO ²	0,84
	O.....	0,251
	I gramme heure.....	0,37
	I N	0,37
Parties blanches.	CO ² gramme heure.....	0,534
	O —	0,671
	CO ²	0,80
	O.....	0,237
	I gramme heure.....	0,44
	I N	0,44

partie de l'acide carbonique dégagé pendant la respiration à l'air libre tirerait son origine de l'action de cette diastase, l'autre résulterait des oxydations. La valeur plus faible du rapport $\frac{I}{N}$ dans le limbe autorise à penser que, dans cet organe, la respiration intramoléculaire ne joue qu'un rôle secondaire en présence d'une atmosphère riche en oxygène, et qu'au contraire les oxydations contribuent surtout à produire du gaz carbonique. Les valeurs de ce rapport, voisines de l'unité et quelquefois même supérieures à 1 pour le pétiole et la tige, montrent qu'ici presque tout le CO_2 dégagé pendant la respiration normale est dû à l'action de la zymase. Dans ce cas, la combustion respiratoire, très incomplète dans la tige et le pétiole, serait beaucoup plus complète dans le limbe, libérant ainsi de l'énergie que la cellule utilisera pour la formation de différentes substances. Cette dernière hypothèse trouverait son application dans les expériences récentes de Lubimenko, qui ont montré que la production de la substance sèche par la plante verte comprend, outre l'assimilation de l'acide carbonique, l'incorporation des produits de la photosynthèse à la substance vivante du corps même de la plante; elle s'accorderait bien aussi, d'une manière plus générale, avec l'idée que l'on se fait de la feuille, que l'on représente comme le laboratoire de la plante, où s'effectuent principalement toutes les réactions chimiques qui aboutissent à l'entretien de la vie.

La théorie zymasique peut-elle, avec les résultats que j'ai obtenus, expliquer la formation des acides organiques et l'influence (1) de ces substances sur la respiration? L'acidifica-

(1) On a vu, dans l'historique, le rôle important que la théorie biochimique attribue aux acides organiques dans le phénomène respiratoire. On se rappelle qu'elle considère la zymase comme une diastase de la vie anaérobie. Si l'on admet que les acides résultent de l'oxydation incomplète des hydrates de carbone, le limbe, qui absorbe la plus grande quantité d'oxygène et dont le quotient respiratoire est le moins élevé, doit être l'organe qui produit le plus d'acides organiques, puisqu'une partie seulement de l'oxygène absorbé est transformée en CO_2 , l'autre étant employée sans doute à la formation des acides. Cette hypothèse serait confirmée par les résultats obtenus par certains auteurs, d'après lesquels les acides se forment surtout dans les parties vertes des végétaux. Dans cette théorie, les valeurs du quotient respiratoire, plus faibles dans le limbe que dans la tige et le pétiole, indiqueraient que, dans le premier de ces organes, les combustions sont moins complètes que dans les deux autres.

tion dépend, d'après Warburg, de la plus ou moins grande facilité de pénétration de l'oxygène au travers des tissus végétaux ; autrement dit, l'acidification est favorisée par une faible quantité d'oxygène, tandis qu'un excès de ce gaz provoque la désacidification, et diminue par suite l'acidité. Les organes, tels que la tige et le pétiole, où la pénétration de l'oxygène est moins facile que dans le limbe, et où, comme je viens de l'indiquer, les combustions sont sans doute moins complètes, devraient former, relativement à ce dernier, et pour le même volume d'oxygène absorbé, de plus grandes quantités d'acides organiques.

Cette hypothèse semble en contradiction avec les conclusions formulées par certains auteurs sur la répartition des acides dans les végétaux, car on sait que ce sont les tissus verts, et particulièrement les feuilles, qui renferment le plus d'acides. La contradiction n'est qu'apparente, si l'on se rappelle que, dans ces recherches, les physiologistes ont mesuré l'acidité en prenant le poids frais des organes pour base de leurs calculs. En effet, pour le même poids frais, le limbe absorbe beaucoup plus d'oxygène que la tige et le pétiole, et, bien que les combustions y soient un peu plus complètes, de plus grandes quantités de ce gaz peuvent se fixer sur les hydrates de carbone et produire ainsi plus d'acides. Au contraire, pour le même volume d'oxygène absorbé, puisque les combustions sont moins complètes dans la tige et le pétiole que dans le limbe, il doit y avoir chez les deux premiers organes formation de plus grandes quantités d'acides organiques. Le dosage de ces substances, effectué comparativement sur le limbe, le pétiole et la tige, en prenant pour base, non pas l'unité de poids frais de ces organes, mais l'unité de volume de l'oxygène absorbé par chacun d'eux, pourrait fournir des renseignements utiles.

J'ai indiqué précédemment l'influence qu'exerce sur la respiration des végétaux la facilité plus ou moins grande avec laquelle les tissus sont aérés. Il serait peut-être intéressant de rechercher comment ce facteur influe sur la fonction respiratoire de certaines plantes adaptées à des conditions biologiques particulières. Ainsi, on sait déjà que les végétaux charnus, riches en acides organiques et chez lesquels la cuticule ordinairement

très épaisse et les stomates peu nombreux entravent la transpiration, ont une respiration peu active. Il paraît rationnel de penser aussi que les végétaux nettement xérophiles, où la réduction dans le nombre et la surface des feuilles ainsi que le développement de la cuticule diminuent fortement la transpiration, et les plantes aquatiques, où une cuticule très mince et des lacunes bien développées favorisent le passage des gaz, présentent des phénomènes respiratoires en rapport avec ces structures.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMM, Untersuchungen über die intramolekulare Atmung der Pflanzen. *Jahrb. für Wiss. Bot.*, Bd XXV, (1893).
- AUBERT, Recherches sur la respiration et l'assimilation des plantes grasses. *Revue gén. de Bot.*, t. IV, (1892).
- ASTRUC, Recherches sur l'acidité végétale. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 8^e série, (1903). *Thèse de Paris.*
- BARTHELEMY, Du rôle que joue la cuticule dans la respiration des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5^e série, t. IX, (1868).
- Id., De la respiration et de la circulation des gaz dans les végétaux. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5^e série, t. XIX, (1874).
- BÉRARD, Mémoire sur la maturation des fruits. *Ann. de Chimie et de Phys.*, t. XVI, (1821).
- CL. BERNARD, Leçons sur les phénomènes de la vie, (1879).
- BERTHELOT, Remarques sur la formation de l'alcool et de l'acide carbonique et sur l'absorption de l'oxygène par les tissus des plantes. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXVIII, (1899).
- BERTHELOT et ANDRÉ, Sur l'existence dans les végétaux de principes dédoublables avec production d'acide carbonique. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXIX, (1894).
- G. BERTRAND, Sur la laccase de l'arbre à laque. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXVIII, (1894).
- Id., Sur la laccase et le pouvoir oxydant de cette diastase. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXX, (1895).
- Id., Sur la recherche et la présence de la laccase dans les végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXI, (1895).
- Id., Sur une nouvelle oxydase ou ferment soluble oxydant d'origine végétale. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXII, (1896).
- Id., Sur la présence simultanée de la laccase et de la tyrosinase dans le suc de quelques champignons. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXIII, (1896).
- Id., Nouvelles recherches sur les ferments oxydants ou oxydases. *Ann. Agron.*, t. XXIII, (1897).
- Id., Recherches sur la laccase, nouveau ferment soluble, à propriétés oxydantes. *Ann. de Chimie et de Phys.*, 7^e série t. XII, (1897).
- Id., Influence des acides sur l'action de la laccase. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLV, (1907).
- Id., Action de la tyrosinase sur quelques corps voisins de la tyrosine. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLV, (1907).
- BERTRAND et MUTTERMILCH, Sur l'existence d'une tyrosinase dans le son du froment. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLIV, (1907).
- Id., Sur le phénomène de coloration du pain bis. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLIV, (1907).
- BERTRAND et ROSENBLATT, Tyrosinase et tyrosine racémique. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLVI, (1908).
- BIALOSUKNIA, Producte der intramolekularen Atmung bei sistiertem Leben der Fettsamen. *Jahrb. für Wiss. Bot.*, Bd XLV, (1908).
- BLACKMANN, Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. *Philosoph. Transact. of the Royal Society of London*, CLXXXVI, (1895).
- BÖHM, Sur la respiration des plantes terrestres. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5^e série, t. XIX, (1874).

- BÖHM, Über die Respiration von Wasserpflanzen. *Aus den Sitzung. der Kais. Akad. der Wiss.*, Bd LXXI, (1875).
- Id., Über die Respiration der Kartoffeln. *Bot. Zeit.*, Bd XLV, (1887).
- Id., Respiration der Kartoffeln. *Bot. Cent.*, Bd L, (1892).
- BONNIER, Sur les quantités de chaleur dégagées et absorbées par les végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, t. CII, (1886).
- BONNIER et MANGIN, Recherches physiologiques sur les Champignons. *C. R. Ac. Sc.*, t. XCVI, (1883).
- Id., Recherches sur la respiration et la transpiration des Champignons. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e série, t. XVII, (1883).
- Id., Recherches sur la respiration des feuilles à l'obscurité. *C. R. Ac. Sc.*, t. XCVIII, (1884).
- Id., Influence de la lumière sur la respiration des tissus sans chlorophylle. *C. R. Ac. Sc.*, t. XCIX, (1884).
- Id., Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e série, t. XVIII, (1884).
- Id., Recherches sur la respiration des feuilles à l'obscurité. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e série, t. XIX, (1884).
- Id., Sur les variations de la respiration avec le développement. *C. R. Ac. Sc.* t. C, (1885).
- Id., Sur la respiration des végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, t. C, (1885).
- Id., Recherches sur les variations de la respiration avec le développement. La fonction respiratoire chez les végétaux. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7^e série, t. II, (1885).
- BORODINE, Sur la respiration des plantes pendant leur germination. *Extraits des actes du Congrès Bot. intern. de Florence*, (1875).
- Id., Physiologische Untersuchungen über die Athmung der beblätterten Sprosse. *Abh. der St-Petersb. Ges. der Naturf.*, Bd VII, (1876).
- Id., Untersuchungen über die Pflanzenathmung. *Mémoires de l'Acad. des Sciences de Saint-Petersbourg*, 7^e série, t. XXVIII, (1881).
- Id., Athmung in reinem Sauerstoffgass. *Bot. Zeit.*, Bd XXXIX, (1881).
- Id., Über innere Athmung. *Bot. Zeit.*, Bd XXXIX, (1881).
- BOUSSINGAULT, De la végétation dans l'obscurité. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5^e série, t. I, (1864).
- Id., Étude sur les fonctions des feuilles. *C. R. Ac. Sc.*, t. LX et LXI, (1865).
- Id., Agronomie, t. IV, (1868).
- Id., Étude sur les fonctions des feuilles. *Ann. de Chimie et de Phys.*, 4^e série, t. XIII, (1868).
- Id., Étude sur les fonctions physiques des feuilles. *Ann. de Chimie et de Phys.*, 5^e série, t. XIII, (1878).
- BOYSEN-JENSEN, Die Zersetzung des Zuckers während des Respirations-prozesses. *Ber. der deut. Bot. Gesells.*, Bd XXVI, (1908).
- BÜCHNER, Alkoolische Gährung ohne Hefezellen. *Ber. der deut. Chem. Gesells.*, Bd XXX, (1897).
- Id., Über zellenfreie Gährung. *Ber. der deut. Chem. Ges.*, Bd XXX, (1897).
- Id., Zymasegährung, (1903).
- CAHOURS, Recherches sur la respiration des fruits. *C. R. Ac. Sc.*, t. LVIII, (1864).
- Id., Recherches sur la respiration des fleurs. *C. R. Ac. Sc.*, t. LVIII, (1864).
- CHAPTAL, Extrait d'un article « Végétation ». *Ann. de Chimie*, t. LXXIV, (1810).
- CHATIN, Sur la respiration des Orobanches. *Bull. Soc. Bot. France*, t. III, (1836).
- CHARABOT et HÉBERT, Recherches sur l'acidité végétale. *C. R. Ac. Sc.*, CXXXVIII, (1904).
- CHODAT et BACH, Sur l'état actuel de nos connaissances sur les ferments oxydants végétaux. *Bioch. Centralb.*, Bd I, (1903).
- Id., Ferments oxydants. *Arch. de Sc. phys. et nat. de Genève*, (1904).

- CHUDIAKOW, Beiträge zur Kenntniss der intramolekularen Athmung. *Landw. Jahrb.*, Bd XXIII, (1894).
- COUVERCHEL, Mémoire sur la maturation des fruits. *Ann. de Chimie et de Phys.*, 2^e série, t. XLVI, (1830).
- CORENWINDER, Recherches sur l'assimilation du carbone par les feuilles des végétaux. *Ann. de Chimie et de Phys.*, 3^e série, t. LIV, (1858).
- Id., Recherches chimiques sur la végétation. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5^e série, t. I, (1864).
- Id., Études sur les fonctions des racines des végétaux. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5^e série, t. IX, (1868).
- Id., Étude sur les feuilles des arbres, *Lille*, (1874).
- Id., Recherches sur la composition chimique et les fonctions des feuilles des végétaux. *Ann. de Chimie et de Phys.*, 5^e série, t. XIV, (1878).
- CURTEL, Recherches physiologiques sur la fleur. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 8^e série, t. VI, (1898). *Thèse de Paris*.
- DEHÉRAIN, Nouvelles recherches sur la germination. *Ann. Agron.*, t. I, (1875).
- DEHÉRAIN et LANDRIN, Recherches sur la germination. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5^e série, t. XIX, (1874).
- DEHERAIN et MAQUENNE, Recherches sur la respiration des feuilles à l'obscurité. *Ann. Agron.*, t. XII, (1886).
- DEHERAIN et MOISSAN, Recherches sur l'absorption d'oxygène et l'émission d'acide carbonique par les plantes maintenues dans l'obscurité. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 5^e série, t. XIX, (1874).
- DEHÉRAIN et VESQUE, Recherches sur la respiration des Racines. *Ann. Agron.*, t. II, (1866).
- DETNER, Physiologisch-Chemische Untersuchungen über die Keimung ölhaltiger Samen und die Vegetation von Zea Mais. *Leipzig und Cassel*, (1875).
- Id., Vergleichende Physiologie der Keimungsprozesses der Samen. *Jena*, (1880).
- Id., Über Pflanzenathmung. *Sitzung. der Jenaischen Gesells. für Med. und Natur Wissenschaft*, (1881).
- Id., Pflanzenphysiologie, (1883).
- DEVAUX, Du mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7^e série, t. IX, (1889). *Thèse de Paris*.
- Id., Porosité du fruit des Cucurbitacées. *Revue gén. de Bot.*, t. III, (1891).
- Id. Sur la respiration des cellules à l'intérieur des tissus massifs. *C. R. Ac. Sc.*, (1891).
- DIAGONOW, Intramolekulare Athmung und Gährthätigkeit der Schimmelpilze. *Ber. der deut. Bot. Gesells.*, Bd IV, (1886).
- Id., Über die sogenannte intramolekulare Athmung der Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Gesells.*, Bd IV, (1886).
- DOROFJEJEW, Beitrag zur Kenntniss der Athmung Verletzter Blätter. *Ber. der deut. Bot. Gesells.*, Bd XX, (1902).
- DUCLAUX, Microbiologie, t. III, (1900).
- DUTROCHET, Mémoires, *Bruxelles*, (1837).
- Id., Sur la respiration du Nelumbium. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 2^e série, t. XVI, (1841).
- Id., Sur la chaleur des êtres vivants à basse température. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 3^e série, (1845).
- DE FAUCONPRET, Recherches sur la respiration des végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, t. LVIII, (1864).
- FLEURY, Recherches chimiques sur la germination. *Ann. de Chimie et de Phys.*, 4^e série, t. IV, (1865).
- FRÉMY, Sur la maturation des fruits. *C. R. Ac. Sc.*, t. LVIII, (1864).
- GARREAU, Recherches sur l'absorption et l'exhalation des surfaces aériennes des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 3^e série, t. XIII, (1850).

- GARREAU, De la respiration chez les plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 3^e série, t. XV, (1851).
- Id., Mémoire sur les relations qui existent entre l'oxygène consommé par le spadice d'*Arum italicum* en état de paroxysme et la chaleur qui se produit. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 3^e série, t. XVI, (1851).
- Id., Nouvelles recherches sur la respiration des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 3^e série, t. XVI, (1851).
- GAUCHERY, Contribution à l'étude de la respiration des Bactériacées. *Revue gén. de Bot.*, t. XVIII, (1906).
- GAUDICHAUD, Sur la réaction acide des fluides végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, t. XXVI, (1848).
- GERBER, Recherches sur la maturation des fruits charnus. *Thèse de Paris*, (1897).
- GODLEWSKI, Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenathmung. *Jahrb. für Wiss. Bot.*, Bd XIII, (1882).
- Id., Ein neuer Athmungsapparat. *Bot. Zeit.*, Bd XI, (1882).
- Id., Ein weiterer Beitrag zur Kenntniss der intramolekularen Athmung der Pflanzen. *Abhand. der Ak. der Wiss. in Krakau*, (1904).
- GODLEWSKI et POLZENIUSZ, Über Alkoholbildung bei der intramolekulare Athmung der höheren Pflanzen. *Separat. Abd. aus. den Anz. der Akad. der Wiss. in Krakau*, (1897).
- GRISCHOW, Physikalisch-Chemische Untersuchungen über die Athmungen der Gewächse, (1819).
- HEINTZ, Athmung der Rübenwurzel. *Bot. Jahresb.*, Bd I, (1873).
- HETTLINGER, Influence des blessures sur la formation des matières protéiques dans les plantes. *Rev. gén. de Bot.*, t. XIII, (1901).
- HIKOROKURO YOSHIDA, Sur la chimie de la laque. *Journ. of the Chem. Society*, (1883).
- HUBER, Mémoire sur l'influence de l'air dans la germination. *Genève*, (1801).
- DE HUMBOLDT, Flora Fribergensis, (1793).
- Id., Aphorismen an der Chem. phys. der Pflanzen, (1794).
- IWANOWSKY, Ueber den Einfluss des Sauerstoffs auf die Alkoholische Gährung. *Bot. Cent.*, Bd LVIII, (1894).
- Id., Untersuchungen über die Alkoholische Gährung, *St-Petersbourg*, (1894).
- INGENHOUSZ, Versuche mit Pflanzen, (1786).
- JENTYS, Das intermolekulare Athmen bei den Pflanzen. *Kosmos*, 8^e année, (1883).
- JODIN, Sur l'action des vapeurs mercurielles sur les plantes. *Ann. Agron.*, t. XII, (1886).
- JOHANNSEN, Ueber den Einfluss hoher Sauerstoffspannung auf die Kohlensäureausscheidung einiger Keimpflanzen. *Unters. des Bot. Inst. zu Tübingen*, Bd I, (1885).
- JUMELLE, Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles. *Rev. gén. de Bot.*, t. I, (1889).
- M^{lle} JUNITZKY, Über Zymase aus *Aspergillus niger*. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXV, (1907).
- Id., Respiration anaérobie des graines en germination. *Rev. gén. de Bot.*, t. XIX, (1907).
- KIMPFLEIN, Essai sur l'assimilation photochlorophyllienne du carbone, *Lyon*, (1908).
- KOSINSKI, Die Athmung bei Hungerständen und unter Einwirkung von mechanischen und chemischen Reizmitteln bei *Aspergillus niger*. *Jahrb. für Wiss. Bot.*, Bd XXXVII, (1902).
- KOSTYTSHEW, Der Einfluss des Substrates auf die anaerobe Athmung der Schimmelpilze. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd. XX, (1902).
- Id., Über die Normale und die Anaerobe Athmung bei Abwesenheit von Zucker. *Jahrb. für Wiss. Bot.*, Bd XL, (1904).

- KOSTYTSCHEW, Zur Frage über die Wasserstoffausscheidung der Samenpflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXIV, (1906).
- Id., Über die Alkoholgährung von *Aspergillus niger*. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXV, (1907).
- Id., Zur Frage der Wasserstoffbildung bei der Athmung der Pilze. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXV, (1907).
- Id., Über anaerobe Athmung ohne Alkoholbildung. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXV, (1907).
- Id., Zweite Mitteilung über anaerobe Athmung ohne Alkoholbildung. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXVI, (1908).
- Id., Über den Zusammenhang der Sauerstoffatmung der Samenpflanzen mit der Alkoholgärung. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, XXVI, (1908).
- KOWCHOFF, Influence des blessures sur la formation des matières protéiques non digestibles dans les plantes. *Revue gén. de Bot.*, t. XIV, (1902).
- Id., Über den Einfluss von Verwundungen auf Bildung von Nucleoproteiden in den Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXI, (1903).
- M^{lle} KRASNOSSELSKY, Bildung der Atmungsenzyme in verletzten Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXIII, (1905).
- Id., Bildung der Atmungsenzyme in verletzten Zwiebeln von *Allium Cepa*. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXIV, (1906).
- KRAUS, Die Acidität des Zellsaftes. *Abhandl. der Nat. Gesells. zu Halle*, Bd XVI, (1884).
- LASKOWSKY, Ueber einige chemische Vorgänge bei der Keimung der Kürbessamen. *Landw. Versuchst.*, Bd XVII, (1874).
- LECHARTIER, Sur la fermentation et la conservation des fourrages verts en silo. *Ann. Agron.*, t. VII, (1881).
- LECHARTIER et BELLAMY, Etude sur les gaz produits par les fruits. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXIX, (1869).
- Id., De la fermentation des fruits. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXIX, (1869).
- Id., De la fermentation des fruits. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXXV, (1872).
- Id., De la fermentation des pommes et des poires. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXXIX, (1874).
- Id., De la fermentation des fruits. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXXIX, (1874).
- Id., De la fermentation des fruits. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXXXI, (1875).
- LIEBIG, Die Organ-Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie, (1840).
- LORY, Sur la respiration et la structure des Orobanches et autres plantes vasculaires dépourvues de matières vertes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 3^e série, t. VIII, (1847).
- LUBIMENKO, Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 9^e série, t. VII, (1908).
- MAIGE, Recherches sur la respiration de la fleur. *Revue gén. de Bot.*, t. XIX, (1907).
- M^{me} MAIGE, Recherches sur la respiration de l'étamine et du pistil. *Revue gén. de Bot.*, t. XXI, (1909).
- MAIGE et NICOLAS, Influence de la concentration des solutions de quelques sucres sur la respiration. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLVII, (1908).
- MALPIGHI, *Opera omnia*, (1686).
- MANGIN, Sur le rôle des stomates dans l'entrée ou la sortie des gaz. *C. R. Ac. Sc.*, t. CV, (1887).
- Id., Recherches sur la pénétration des gaz dans les plantes. *Ann. de la Science, agronomique française et étrangère*, t. I, (1888).
- Id., Sur la perméabilité de l'épiderme des feuilles pour les gaz. *C. R. Ac. Sc.*, t. CVI, (1888).
- Id., Sur les modifications apportées dans les échanges gazeux normaux par la présence des acides organiques. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLIX, (1889).

- MAQUENNE, Sur la respiration des feuilles. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXIX, (1894).
- Id., Sur le mécanisme de la respiration végétale. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXIX, (1894).
- Id., La respiration des plantes vertes. *Revue gén. des Sc.*, t. XVI, (1905).
- MARCEY, Note relative à l'action des Champignons sur l'air et sur l'eau. *Ann. de Chimie et de Phys.*, t. XL, (1829).
- MAXIMOW, Über den Einfluss der Verletzungen auf die Respirations-quotienten. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXI, (1903).
- Id., Zur Frage über die Athmung. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXII, (1904).
- MAYER, Über den Verlauf der Athmung beim Keimenden Weizen. *Landw. Versuchst.*, Bd XVIII, (1875).
- Id., Kleine Beiträge zur Frage der Sauerstoffausscheidung in den Crassulaceenblättern. *Landw. Versuchst.*, Bd XXX, (1884).
- MAZE, Signification physiologique de l'alcool dans le règne végétal. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXVIII, (1899).
- Id., L'humus et l'alimentation carbonée de la cellule végétale. *Revue gén. des Sc.*, t. XVI, (1905).
- Id., La respiration des plantes vertes. *Revue gén. des Sc.*, t. XVII, (1906).
- MERGET, Sur les fonctions des feuilles dans les phénomènes d'échanges gazeux entre les plantes et l'atmosphère. Rôle des stomates. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXXXIV, (1877).
- Id., Des fonctions des feuilles dans le phénomène des échanges gazeux entre les plantes et l'atmosphère. Du rôle des stomates dans les fonctions des feuilles. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXXXVI, (1878).
- MEYER, Pflanzenphysiologie, (1838).
- MOELLER, Ueber Pflanzenathmung. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd II, (1884).
- MOHL, Grundzüge der Anatomie und Physiologie, (1851).
- MOISSAN, Sur les volumes d'oxygène absorbé et d'acide carbonique émis dans la respiration végétale. *Ann. Agron.*, t. V, (1879).
- MORKOWINE, Recherches sur l'influence des anesthésiques sur la respiration des plantes. *Revue gén. de Bot.*, t. XI, (1899).
- Id., Recherches sur l'influence des alcaloïdes sur la respiration des plantes. *Revue gén. de Bot.*, t. XIII, (1901).
- Id., Über den Einfluss der Reizwirkungen auf die intramolekulare Athmung der Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXI, (1903).
- MUNTZ, Recherches sur les fonctions des Champignons. *Ann. de Chimie et de Phys.*, 5^e série, t. VIII, (1876).
- Id., Recherches sur la fermentation alcoolique intra-cellulaire des végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, t. LXXXVI, (1878).
- NABORICH, Über die intramolekulare Athmung der höheren Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXI, (1903).
- NICOLAS, Sur la respiration des organes végétatifs aériens des plantes vasculaires. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLIV, (1907).
- Id., Sur la respiration intramoléculaire des organes végétatifs aériens des plantes vasculaires. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLVI, (1908).
- Id., Sur les échanges gazeux respiratoires des organes végétatifs aériens des plantes vasculaires. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLVIII, (1909).
- OUDEMANS et RAUWENHOFF, *Linnæa*, t. XIV, (1859).
- PALLADINE, La fermentation des plantes à graines. *Bull. de la Soc. impér. des Naturalistes de Moscou*, (1886).
- Id., Bildung der Organischen säuren in den wachsenden Pflanzentheilen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd V, (1887).
- Id., Kohlehydrate als Oxydationsproducte der Eiweissstoffe. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd VII, (1889).
- Id., Recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. *Revue gén. de Bot.*, t. V, (1893).

- PALLADINE, Sur le rôle des hydrates de carbone dans la résistance à l'asphyxie chez les plantes supérieures. *Revue gén. de Bot.*, t. VI, (1894).
- Id., Recherches sur la corrélation entre la respiration des plantes et les substances azotées actives. *Revue gén. de Bot.*, t. VIII, (1896).
- Id., Influence de la lumière sur la formation des matières protéiques actives et sur l'énergie de la respiration des parties vertes des végétaux. *Revue gén. de Bot.*, t. XI, (1899).
- Id., Influence de la nutrition par diverses substances organiques sur la respiration des plantes. *Revue gén. de Bot.*, t. XIII, (1901).
- Id., Über den verschiedenen Ursprung der während der Athmung der Pflanzen ausgeschiedenen Kohlensäure. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXIII, (1905).
- Id., Bildung der verschiedenen Athmungsenzyme in Abhängigkeit von dem Entwicklungsstadium der Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXIV, (1906).
- Id., Das Blut der Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXVI, (1908).
- Id., Die Verbreitung der Athmungschromogene bei den Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXVI, (1908).
- Id., Über die Bildung der Athmungschromogene in den Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXVI, (1908).
- Id., Über Prochromogene der pflanzlichen Athmungschromogene. *Ber. der deut. Bot. Ges.* Bd XXVII, (1909).
- PALLADINE et KOSTYTSCHEW, Anaerobe Athmung, Alkoholgährung und Acetonbildung bei den Samenpflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXIV, (1906).
- Id., Über anaerobe Athmung der Samenpflanzen ohne Alkoholbildung. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXV, (1907).
- PASTEUR, Note sur la production de l'alcool par les fruits. *C. R. Ac. Sc.*, LXXV, (1872).
- Id., Études sur la bière, (1876).
- PFEFFER, Über intramolekulare Athmung. *Unters. aus dem Bot. Inst. zu Tübingen*, Bd I, (1885).
- Id., Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Pflanzen. *Abhand. der Kais. Sächs. Ges. der Wiss.*, Bd XV, (1889).
- Id., Über die Steigerung der Athmung nach Verletzungen lebenskräftigen Pflanzen. *Ber. der Math. phys. der Kais. Sächs. Ges. der Wiss. zu Leipzig*, (1896).
- PURJEWICZ, Die Bildung und Zersetzung der organischen Säuren bei den höheren Pflanzen. *Bot. Cent.*, résumé, Bd LVIII, (1894).
- Id., Physiologische Untersuchungen über Pflanzenathmung. *Jahrb. für Wiss. Bot.*, Bd XXXV, (1900).
- REINKE, Ein Beitrag zur Kenntniss leicht oxydirbarer Verbindungen des Pflanzenkörpers. *Zeitsch. für Physiol. Chemie*, Bd VI, (1882).
- Id., Die Autoxydation in der lebenden Zelle. *Bot. Zeit.*, Bd XI, (1883).
- Id., Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in den Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd V, (1887).
- Id., Einleitung in die theoretische Biologie, (1901).
- RICHARDS, The respiration of wounded plants. *Ann. of Bot.*, Bd X, (1896).
- RISCHAVI, Einige Versuche über die Athmung der Pflanzen. *Landw. Versuchst.*, Bd XIX. *Bot. Jahresb.*, Bd IV, (1876).
- Id., Zur Frage über die Athmung der Pflanzen. *Bot. Jahresb.*, Bd V, (1877).
- ROLLO, Expériences et observations sur le sucre (Extrait de Rollo par Guyton). *Ann. de Chimie et de Phys.*, t. XXV, (1798).
- SACHS, Physiologie végétale, (1868).
- SAIKIEWICZ, Physiologische Untersuchung über die Athmung der Wurzeln. *Bot. Jahresb.*, Bd V, (1877).
- DE SAUSSURE, Recherches chimiques sur la végétation, (1804).
- Id., De l'influence des fruits verts sur l'air avant leur maturité. *Ann. de Chimie et de Phys.*, t. XIX, (1821).

- DE SAUSSURE, De l'action des fleurs sur l'air et de leur chaleur propre. *Ann. de Chimie et de Phys.*, t. XXI, (1822).
- Id. *Mémoires de la Société physique de Genève*, t. VI, (1833).
- SCHÉELE, Chemische Abhandlung von der Luft. Traduit en allemand par Bergmann, (1777).
- SCHROEDER, Ueber Athmungsenzyme. *Bot. Zeit.*, Bd LXVI, (1908).
- SELMi, Osservazioni sullo sviluppo d'idrogene nascente dalle maffe e dei funghi. *Ac. Sc. Bologna. Bot. Jahresb.*, Bd IV, (1876).
- SENEBIER, *Mémoires physico-chimiques*, t. I, Genève, (1782).
- SMIRNOFF, Influence des blessures sur la respiration normale et intramoléculaire des bulbes. *Revue gén. de Bot.*, t. XV, (1903).
- STICH, Die Athmung der Pflanzen bei vermindeter Sauerstoffspannung und bei Verletzungen. *Flora*, (1891).
- STOKLASA, Ueber die Identität der anaeroben Athmung und alkoholische Gährung der höheren Pflanzen und Thiere. *Osterr. Chem. Zeitung*, (1903).
- Id., Ueber das Enzyme Lactolase welches die Milchesäurbildung in der Pflanzenzelle verursacht. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXII, (1904).
- STOKLASA, JELINEK und VITEK, Der Anaerobe Stoffwechsel der höheren Pflanzen. *Beiträge zur Chem. Physiol. und Path.* (1903).
- STOKLASA, ERNEST und CHOCENSKY, Ueber die Anaerobe Athmung der Samenpflanzen und über die Isolierung der Athmungsenzyme. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXIV und XXV, (1906).
- TRAUBE, Theorie der Fermentwirkungen, (1858).
- Id., Ueber die Aktivirung des Sauerstoffes. *Ber. der deut. Chem. Ges.*, Bd XV., (1882).
- TSCHERNIAJEW, Ueber den Einfluss der Temperatur auf die normale und intramolekulare Athmung der verletzten Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XXIII, (1905).
- VAN TIEGHEM et BONNIER, Recherches sur la vie ralentie et la vie latente. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXVII, (1880).
- DE VRIES, Ueber den Antheil der Pflanzensäuren an der Turgorkraft wachsender Organe. *Bot. Zeit.*, Bd XLI, (1883).
- Id., Ueber die periodische Säurebildung der Fettpflanzen. *Bot. Zeit.*, Bd XLII, (1884).
- ZALESKI, Ueber die Reizwirkung auf die Athmung der Pflanzen. *Ber. der deut. Bot. Ges.*, Bd XIX, (1901).
- WARBURG, Ueber die Bedeutung der organischen Säuren für den Lebensprozess der Pflanzen. *Unt. aus dem. Bot. Inst. zu Tübingen*, Bd II, (1886).
- WIESNER, Experimental Untersuchungen über die Keimung der Samen. *Sitzung. der Kais. Akad. der Wiss. in Wien.*, (1871).
- WIESNER et MOLISCH, Ueber den Durchgang der Gase durch die Pflanze. *Sitzung. der Kais. Akad. der Wiss. in Wien.*, (1889).
- WILSON, Ueber Athmung der Pflanzen. *Flora*, (1881).
- WOLKOFF et MAYER, Beiträge zur Lehre über die Athmung der Pflanzen. *Landw. Jahrb.*, Bd IV, (1874).
- Id., Quelques recherches sur la respiration des plantes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e série, t. I, (1875).

RECHERCHES COMPARATIVES
SUR LA
STRUCTURE DES FOUGÈRES
FOSSILES ET VIVANTES

Par Fernand PELOURDE

L'étude anatomique des Fougères a fait l'objet de nombreux travaux ; mais, jusqu'ici, les divers modes d'organisation signalés chez ces plantes semblent souvent manquer de liens entre eux. Des recherches personnelles, effectuées sur un très grand nombre d'espèces vivantes et fossiles, dont je signalerai seulement quelques-unes des plus caractéristiques, m'ont permis de ramener la plupart des structures que j'ai observées à quelques types fondamentaux, entre lesquels j'ai trouvé des formes transitoires généralement très nettes. C'est l'étude comparative de ces divers modes d'organisation que je me propose de faire dans le présent travail.

Premier type de structure. — L'un de ces types de structure peut être caractérisé de la façon suivante :

Chez certaines espèces, on remarque, à la base du pétiole, deux faisceaux situés de part et d'autre du plan de symétrie. Dans ces deux faisceaux, la masse ligneuse comprend une partie centrale plus ou moins renflée, concave du côté externe, et proéminente vers l'intérieur ; quant à ses extrémités, elles sont recourbées en dedans, et la supérieure est plus allongée que l'inférieure. La forme générale du faisceau ligneux rappelle ainsi celle d'un « hippocampe » (1) (cf. fig 1). Cette forme, qui

(1) M. Colomb a aussi comparé à des hippocampes les faisceaux ligneux du pétiole des *Polypodium* français autres que le *Polypod. vulgare* (Bull. Soc. bot. France, 1888, p. 102).

se rencontre dans les groupes de Fougères les plus divers, varie beaucoup suivant les genres ou les espèces que l'on considère, et ces variations ont une grande importance au point de vue systématique, ainsi que je l'ai montré dans un travail précédent (1).

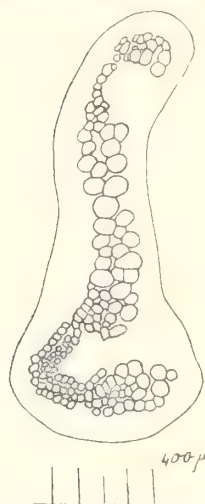


Fig. 1. — Un des deux faisceaux pétioinaires du *Nephrodium molle* (coupe transversale). — Les éléments ligneux sont seuls figurés, comme dans la plupart des autres figures de ce travail.

En tout cas, les deux faisceaux ainsi constitués se réunissent à un certain niveau par l'extrémité de leurs appendices inférieurs, de façon à constituer un faisceau unique, dans lequel on reconnaît encore très nettement la forme des deux « hippocampes » primitifs (2) (fig. 2). Ce faisceau comprend, à sa partie inférieure, une bande transversale sensiblement plane du côté externe, et dont la longueur diminue de plus en plus à mesure que le niveau s'élève ; quand cette bande est devenue nulle, ou à peu près, la trace du faisceau ligneux a la forme

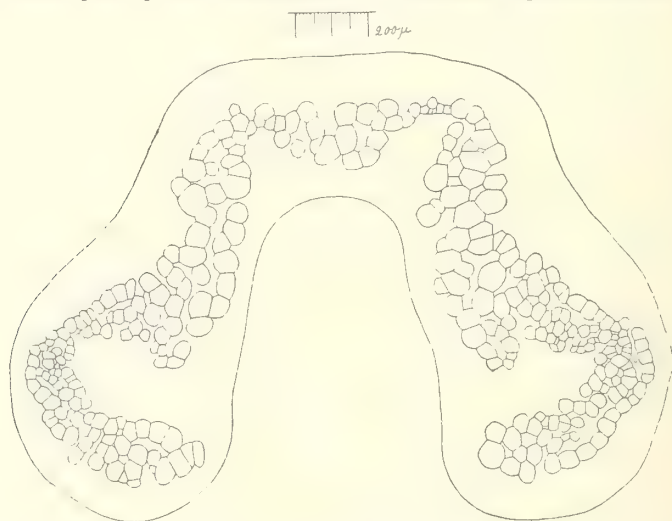


Fig. 2. — Coupe transversale de l'appareil conducteur du rachis principal de la fronde du *Nephrodium molle*, après la réunion des deux faisceaux basilaires.

(1) *Ann. sc. nat., Bot.*, 9^e sér., t. IV, 1907, p. 281-372.

(2) Dans la sous-tribu des *Aspléminées*, où l'on rencontre parfois une structure

d'une pince, comme celle que l'on rencontre dès la base du

analogue (*Athyrium Filix-femina*...), les choses se passent généralement d'une autre manière : les deux faisceaux ont souvent encore la forme d'« hippocampes », dont les deux extrémités sont légèrement recourbées vers l'intérieur (*Asplenium Adiantum-nigrum*...); mais quelquefois les extrémités supérieures

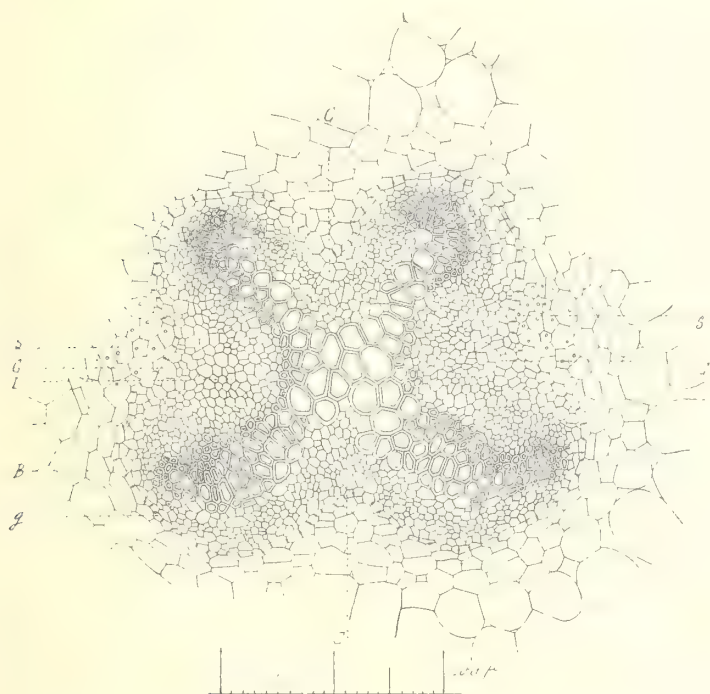


Fig. 3. — Coupe transversale de l'appareil conducteur d'une nervure principale de *Scolopendrium officinarum*. — B, bois; L, liber; g, gaine protectrice du faisceau; S, S, amas de cellules sclérifiées, à lumières très faibles; G..., quatre groupes de cellules nettement distinctes des éléments libériens par leur grande taille.

ne sont pas recourbées (*Scolopendrium officinarum* : fig. 3; *Asplenium dimorphum*...), et il arrive même que les inférieures ne le sont pas non plus (*Asplenium Nidus*...). En tout cas, les deux faisceaux prennent contact l'un avec l'autre en une région de leurs parties médianes un peu plus proche des extrémités inférieures que des extrémités supérieures, et, à un certain niveau, les deux branches inférieures du nouveau faisceau disparaissent. — D'autres fois (*Asplenium Trichomanes*, *septentrionale*, *Rutamararia*, *Ceterach officinarum*...), on a, dès la base du pétiole, ou à une faible distance de celle-ci, un faisceau unique, rappelant celui que l'on observe à une certaine hauteur dans le rachis principal des autres formes (Voir notamment, au sujet de ces diverses variations : F. Pelourde, *loc. cit.*, p. 291-303).

pétiole, chez certaines espèces telles que l'*Adiantum tenerum* Sw. (1).

Les deux faisceaux peuvent être réunis en un seul dès la base du pétiole, comme cela a lieu chez le *Trichomanes pinnatum* Hedw., par exemple.

Dans d'autres cas, leur forme d' « hippocampes » peut se modifier plus ou moins : c'est ainsi que, chez le *Pteris serrulata* L. (2), il existe encore dans chaque faisceau ligneux une partie centrale renflée, mais les deux extrémités sont considérablement réduites. Chez l'*Adiantum Farleyense* Moore, l'extrémité supérieure subsiste encore, mais l'extrémité inférieure, qui est à peu près nulle, ne se recourbe pas vers l'intérieur. Chez l'*Adiantum cuneatum* Langs et Fisch., la forme générale d' « hippocampe » est encore davantage modifiée, et, chez l'*Adiantum Capillus-Veneris* L., les deux extrémités sont tout à fait supprimées : il subsiste seulement la partie centrale, concave en dehors et convexe en dedans. La forme « hippocampe » devient enfin à peu près méconnaissable chez le *Stromatopteris moniliformis* (= *Gleichenia moniliformis* Moore) : dans l'unique faisceau pétioleaire de cette Fougère, dont M. Boodle a comparé la trace à un U étroit (3), les deux extré-

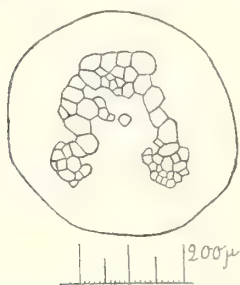


Fig. 4. — Coupe transversale du faisceau pétioleaire du *Stromatopteris moniliformis*.

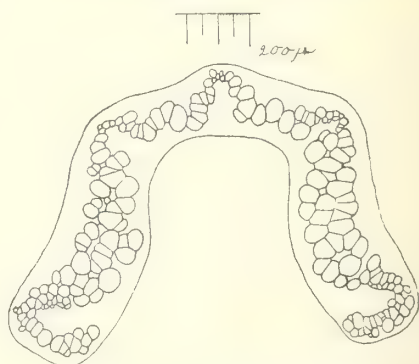


Fig. 5. — Coupe transversale du faisceau pétioleaire du *Pteris longifolia*, prise à la base de la fronde.

mités sont presque nulles, et les deux branches latérales sont à peu près rectilignes (fig. 4).

Chez d'autres espèces, au contraire, le type de structure que

(1) Cf. F. Pelourde, *loc. cit.*, p. 334, et fig. 38.

(2) *Ibid.*, p. 326 et fig. 32.

(3) On the anatomy of the *Gleicheniaceæ* (Ann. of Bot., vol. 15, 1901, p. 715).

je viens de décrire peut présenter des complications plus ou moins grandes. Ainsi, chez le *Pteris longifolia* L. (fig. 5), l'unique faisceau ligneux du pétiole ressemble encore à un double « hippocampe », mais sa bande vasculaire inférieure, au lieu d'être plane, comme chez le *Nephrodium molle* Desv., devient brusquement relevée en son milieu, où l'on observe un amas de protoxylème; tandis que, chez le *Nephrodium molle* et les autres espèces construites sur le même plan, il n'y a de semblables éléments qu'aux deux extrémités de la bande transversale. Chez le *Pteris longifolia*, cette dernière perd son groupe médian de protoxylème à un certain niveau; elle devient alors rectiligne (fig. 6), puis

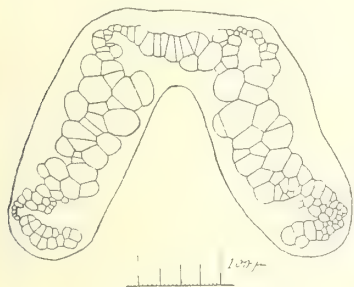


Fig. 6. — Faisceau du rachis principal du *Pteris longifolia*: coupe transversale prise à un certain niveau, alors que le groupe de protoxylème de la bande inférieure a disparu.

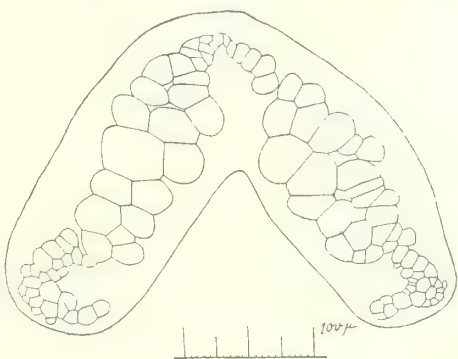


Fig. 7. — Faisceau du rachis principal du *Pteris longifolia*: coupe transversale prise à un niveau encore plus élevé que celui de la figure 6, alors que la bande inférieure a disparu.

finit par disparaître, comme chez le *Nephrodium molle* (fig. 7).

Chez le *Davallia platyphylla* Don., elle possède plusieurs groupes de protoxylème, au lieu d'un seul: j'ai compté trois de ces groupes sur une coupe prise à une petite distance de la base de la feuille.

Chez le *Davallia strigosa* Sw., la trace du faisceau ligneux devient très compliquée à la base du pétiole (cf. fig. 8). La bande transversale inférieure est ici très sinueuse. Elle comprend une assise de vaisseaux séparés çà et là par des éléments parenchymateux, et, à chacune de ses extrémités, elle se recourbe brusquement vers l'intérieur: puis, elle est continuée

par la masse fondamentale de chaque « hippocampe ». Cette

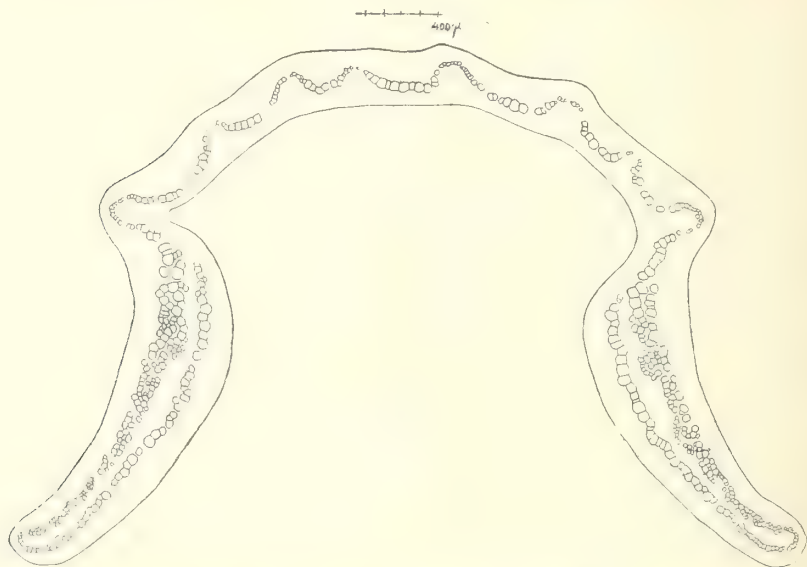


Fig. 8. — Coupe transversale du faisceau pétioleaire du *Davallia strigosa*, prise à la base de la fronde.

dernière est allongée et bien moins renflée que chez le *Davallia platyphylla*; son extrémité supérieure, qui possède une seule assise de vaisseaux, est très longue, et, après s'être recourbée en dedans, elle remonte très haut, en demeurant tout près du corps de l'« hippocampe ».

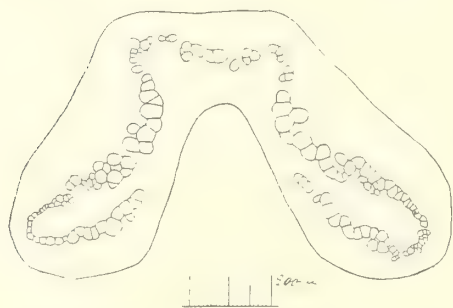


Fig. 9. — Faisceau du rachis principal du *Davallia strigosa* : coupe transversale prise à un niveau assez élevé.

Chez les deux *Davallia* que je viens d'étudier, à mesure que l'on s'élève dans le rachis principal, la bande transversale du faisceau perd peu à peu ses groupes de protoxylème, et devient rectiligne, comme chez le *Nephrodium molle* (fig. 9) ; puis, elle disparaît.

On peut encore ramener la structure des *Cyathéacées* au

même type que celle des espèces précédentes. Chez les Fougères de cette famille, on sait qu'il entre dans la feuille un plus ou moins grand nombre de faisceaux ordonnés suivant un arc, dans la partie dorsale du pétiole, et constituant en outre, sur les faces latérales de ce dernier, deux figures en forme de 7 ouverts en dedans : la face la plus courte de ces deux 7, située du côté supérieur, est sensiblement perpendiculaire au plan de symétrie. C'est là ce que Thomæ a appelé son « *Cyathea-centypus* ».

Ainsi que l'a signalé cet auteur (1), chez les *Dicksonia antarctica* Labill. et *Karsteniana* Klotzsch, les deux 7 et l'arc constituent parfois des bandes sinueuses à peu près continues et les extrémités inférieures des deux 7 se réunissent très vite aux deux extrémités de l'arc. On a alors, chez le *Dicksonia antarctica*, par exemple, un faisceau unique, étroit et très sinueux, dont la forme générale rappelle celle de deux « hippocampes » soudés. Ce faisceau possède en effet, du côté inférieur, la bande transversale habituelle, laquelle se recourbe brusquement vers l'intérieur, chaque côté ; les deux prolongements ainsi formés s'avancent à une petite distance, en faisant un angle aigu avec la bande transversale ; après quoi ils reviennent presque à angle droit vers l'extérieur, pour se terminer ensuite par deux crochets recourbés en dedans. Le nombre des amas de protoxylème appartenant à ce faisceau diminue de plus en plus, comme chez les *Davallia*, à mesure que le niveau devient plus élevé ; on arrive ainsi à avoir un faisceau beaucoup plus simple, assez semblable à celui que j'ai signalé à un certain niveau du rachis principal chez le *Davallia strigosa* (Cf. fig. 9). Ce faisceau, équivalent à un double « hippocampe », perd peu à peu sa bande transversale inférieure, et acquiert alors la forme de pince que l'on trouve toujours, tôt ou tard, chez toutes les espèces précédentes (fig. 10). J'ai encore observé des transformations du même ordre chez divers autres *Dicksonia* (*D. Sellowiana* Hk.) et *Cibotium* (*C. glaucum* Sm., *Schiedei* Bak., *regale* Bak.).

Chez d'autres *Cyatheacées*, le pétiole possède un grand

(1) Thomæ, *Die Blattstiele der Farne* (Jahrb. f. wissensch. Bot., t. 17, 1886, p. 139; pl. 6, fig. 11, 15).

nombre de faisceaux ordonnés de la même manière que ceux des espèces précédentes; mais, contrairement à ce qui se

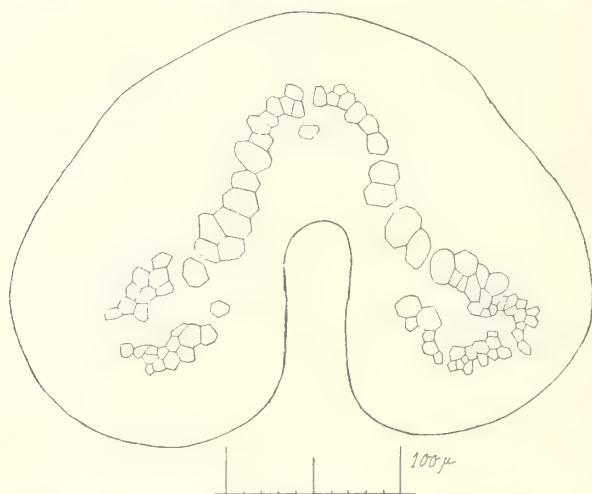


Fig. 10. — Faisceau foliaire du *Dicksonia antarctica* : coupe transversale prise à un niveau assez élevé.

passé chez ces dernières, il n'y a jamais de fusion entre un des faisceaux de l'arc inférieur et l'un quelconque de ceux qui constituent les deux 7 latéraux (1). Néanmoins, si l'on suit le contour général du système vasculaire, à la base des pétioles, on constate que sa forme rappelle beaucoup celle que l'on observe chez les *Dicksonia* et les *Cibotium*.

Parmi les plantes fossiles, on a rapproché des *Cyathéacées* un certain nombre d'échantillons du crétacé, classés sous le nom d'*Alsophilina* Dormitzer, à cause de l'organisation de leurs cicatrices foliaires (2). On suit en outre que chez les *Protopteris* (3), qui font précisément partie du groupe des *Dicksoniées*, le faisceau unique des cicatrices foliaires rappelle par sa forme celui que l'on observe chez les *Dicksonia* (4); ces tiges, d'ailleurs, ont dû

(1) Cf. Thomæ, *loc. cit.*, p. 118; pl. 6, fig. 4-9 et fig. 13, 14.

(2) Cf. Potonié, *Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie*, Berlin, 1899, p. 67-68, et fig. 34.

(3) Voir notamment, au sujet des *Protopteris* : Sternberg, *Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt* (p. 170; pl. 65, fig. 1, 2, 3 : *Pr. punctata*; — p. 171; pl. 65, fig. 7, 10 : *Pr. Singeri*); — Corda, *Beiträge zur Flora der Vorwelt* (p. 78; pl. 48, fig. 2 : *Pr. Singeri*; — p. 77; pl. 48, fig. 1 : *Pr. Sternbergi*; — p. 78; pl. 49 : *Pr. Cottai*).

(4) Cf. notamment : B. Renault, *Cours de Botanique fossile*, 3^e année, p. 73-75; — Potonié, *loc. cit.*, p. 66; etc.

porter certaines frondes existant dans les mêmes formations géologiques, et que l'on a justement rapportées au genre *Dicksonia* (1).

Le faisceau pétioleaire des *Protopteris* (fig. 11) avait, dès la base de la feuille, la forme très nette d'un double « hippocampe » ; et, selon toute probabilité, sa partie ligneuse était mince dans toute son étendue, comme chez les *Dicksonia*. B. Renault a décrit la coupe transversale d'une base de

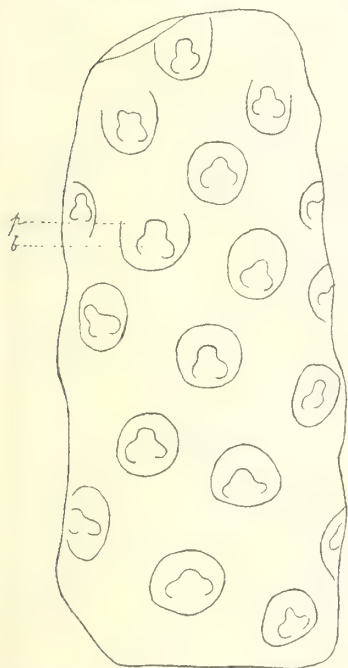


Fig. 11. — Portion d'une tige de *Protopteris Singeri*, montrant un certain nombre de cicatrices foliaires (d'après Corda). — *p*, contour d'une de ces cicatrices; *b*, trace du faisceau pétioleaire.

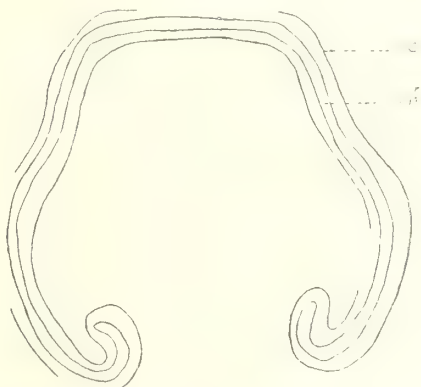


Fig. 12. — Coupe transversale d'un faisceau pétioleaire de *Protopteris Buvignieri*, prise dans une base de feuille adhérente à la tige (d'après B. Renault). — *c*, contour du faisceau; *b*, masse ligneuse.

pétiole, prise tangentiellement à une tige de *Protopteris Buvignieri* Brongniart, provenant de l'infra-crétacé des Ardennes (2). Dans cette coupe (fig. 12), la trace du faisceau ligneux présente sur toute sa longueur une épaisseur à peu près uniforme, et on n'y remarque pas les sinuosités qui existent dans le faisceau pétioleaire des *Dicksonia*, à la base des frondes. Cette trace, plus simple que celle que j'ai décrite chez le *Dicksonia antarctica*, ressemble à celle que l'on observe à une certaine hauteur, dans le rachis principal de cette même Fougère.

(1) Cf. Zeiller, *Éléments de Paléobotanique*, p. 123.

(2) B. Renault, *loc. cit.*, p. 74, et pl. 9, fig. 3.

B. Renault a également recueilli, dans le houiller supérieur des environs d'Autun, des fragments de pétioles dans lesquels le faisceau ressemble beaucoup à celui du *Protopteris Buvignieri*; il a désigné ces fragments sous le nom de *Rachiopteris dicksonioides*, à cause de l'analogie qui existe entre leur appareil

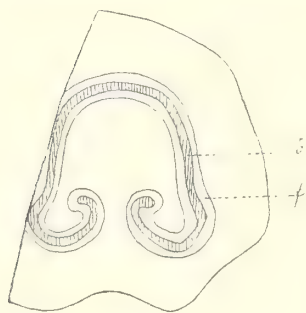


Fig. 13. — *Rachiopteris dicksonioides* : coupe transversale (d'après B. Renault). — f, faisceau; b, bois.

conducteur (fig. 13) et celui des feuilles de *Dicksoniées* (1). Bien que l'on ignore à quelles frondes a appartenu ce *Rachiopteris*, il est intéressant de constater sa présence à l'époque houillère : celle-ci montre en effet que le type de structure que j'ai décrit dans les pages précédentes existait dès les temps paléozoïques.

Les *Protopteris* ressemblent aux *Dicksoniées*, non seulement par la structure de leurs traces foliaires, mais aussi par celle de leurs tiges (2) et de leurs racines (3). Ces dernières présentent en effet dans leur écorce, comme celles d'un grand nombre de Fougères vivantes, une zone parenchymateuse externe et une zone scléreuse interne, dont les cellules ont leurs parois toutes également épaissies. De plus, les vaisseaux y sont ordonnés suivant une bande diamétrale bicentre, comme chez l'immense majorité des *Eufilicinées*. Cette structure, très nette chez les *Protopteris Cottai* Corda (4) et *microrhiza* Corda (5), se retrouve également dans l'échantillon que Stenzel a appelé *Caulopteris arborescens* (6). Cet échantillon diffère par cela même profondément des *Caulopteris*, tels qu'on les définit ordinairement (trunks de *Marattiacées* fossiles), car ceux-ci, comme les *Marat-*

(1) B. Renault, *loc. cit.*, p. 73, et pl. 9, fig. 4.

(2) Corda, *loc. cit.*, p. 80; — B. Renault, *loc. cit.*, p. 74, et pl. 9, fig. 2.

(3) Cf. Stenzel, *Ueber Farn-Wurzeln aus dem Rothen-Liegenden* (Nov. Act. Ac. Cæs. Leop.-Car. Nat. Cur., 1857, p. 232, 234, 236).

(4) Corda, *loc. cit.*, p. 79; pl. 49, fig. 6, et pl. 50, fig. 2.

(5) *Ibid.*, p. 80, et pl. 50, fig. 10.

(6) *Verkieselte Farne von Kamenz in Sachsen* (Mitt. aus dem Königl., miner., geolog. und prähistor. Museum in Dresden, 13 Heft, 1897, p. 10-15 et fig. 14-18).

tiacées vivantes, possèdent dans leurs racines un assez grand nombre de faisceaux libériens et ligneux.

Stenzel a également décrit autrefois trois sortes de racines provenant des environs de Chemnitz : il a rapporté certaines de ces racines au *Protopteris microrhiza* Corda, et il a placé les autres dans deux espèces nouvelles : *Protopteris confluens* et *tenera* (1). Ainsi qu'il l'a dit plus tard, les tiges qui ont porté ces racines étant inconnues, la position systématique de ces dernières est douteuse (2). Quoi qu'il en soit, ces organes sont très intéressants, à cause des différences que l'on y remarque dans la structure de l'écorce. Ainsi, chez le *Pr. confluens*, les zones scléreuse et parenchymateuse se transforment graduellement l'une dans l'autre, et l'on ne remarque pas entre elles une brusque délimitation, comme chez le *Pr. microrhiza*. Il en est d'ailleurs également ainsi chez certaines Fougères vivantes, telles que le *Blechnum Spicant* Roth, par exemple. Quant au *Pr. tenera*, ses racines sont remarquables par l'absence de sclérenchyme dans leur écorce. Celle-ci est entièrement parenchymateuse, mais les parois de ses cellules sont plus résistantes que celles des éléments qui constituent ordinairement la zone corticale externe des racines de Fougères (3). Cette structure n'est pas non plus sans analogue dans le monde actuel, puisqu'on en trouve une à peu près semblable chez l'*Athyrium Filix-fœmina* Roth (4), par exemple.

Deuxième type de structure. — Je vais m'occuper maintenant d'un certain nombre de Fougères chez lesquelles l'appareil conducteur des frondes est construit suivant un type, en apparence très différent de celui que je viens d'étudier. Chez ces Fougères, on trouve à la base du pétiole un nombre plus ou moins grand de faisceaux, ordonnés suivant un arc ouvert du côté supérieur. Les deux principaux de ces faisceaux (fig. 14), qui terminent l'arc, de chaque côté du plan de symétrie, sont sensiblement triangulaires, et leur pointe supérieure est prolongée par un

1) *Ueber Farn-Wurzeln aus dem Rothen-Liegenden* (loc. cit.).

(2) *Verkieselte Farne*... (loc. cit.), p. 14.

(3) Stenzel, *Ueber Farn-Wurzeln*... (loc. cit.), p. 233.

(4) Au sujet de la racine de cette espèce, voir : F. Pelourde, loc. cit., p. 302, et fig. 8.

appendice recourbé vers l'intérieur. J'ai montré précédemment qu'une telle structure permet de caractériser tout un groupe

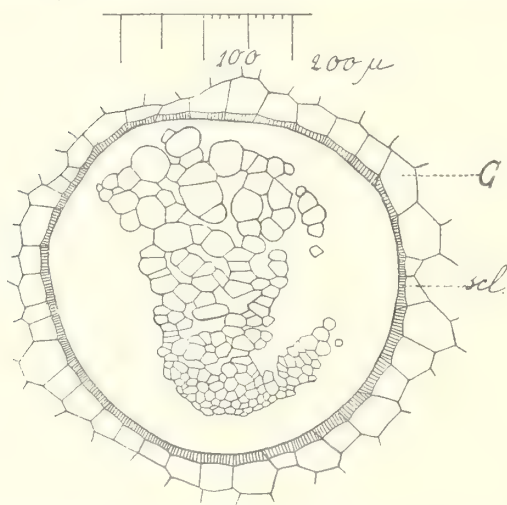


Fig. 14. — Un des deux faisceaux pétioinaires principaux de l'*Aspidium cristatum* (coupe transversale). — C, assise de cellules qui entoure le faisceau; la paroi interne de ces cellules est sclérifiée (scl).

de subir certaines variations de détails, intéressant la forme des deux faisceaux supérieurs. J'ai décrit et figuré quelques-unes de ces variations chez les *Aspidium cristatum* Sw., *macrophyllum* Sw., *Forsteri* Kze et Mett., etc. (2).

Le type de structure ainsi défini peut se ramener au précédent, si l'on considère les petits faisceaux d'un pétiole d'*Aspidium*, comme équivalents aux extrémités inférieures de deux faisceaux en « hippocampes », qui se seraient détachées et fragmentées. Il existe d'ailleurs des passages très nets entre les deux types en question. Chez le *Phlegopteris calcarea* Fée (fig. 15), par exemple, comme je l'ai déjà fait remarquer ailleurs (3), la partie ligneuse des deux faisceaux pétioinaires ressemble tout à fait à un « hippocampe » dans lequel l'extrémité inférieure serait réduite à quelques petits vaisseaux, tout en étant encore bien distincte de la masse fondamentale renflée. Si

d'*Aspidinées*, auquel j'ai proposé de réserver le terme générique d'*Aspidium*, pour le distinguer des espèces de la même tribu qui ont seulement deux faisceaux pétioinaires en forme d'« hippocampes » (*Nephrodium*) (1). Ce mode d'organisation, qui peut se retrouver chez d'autres Fougères, telles que le *Lomariopsis fraxinea*, est sus-

(1) F. Pelourde, *loc. cit.*, p. 309-316.

(2) *Ibid.*, p. 310-312, et fig. 14-18.

(3) *Ibid.*, p. 318-319, et fig. 24.

l'on fait abstraction de ces petits vaisseaux, on a quelque chose d'analogue à l'un des deux faisceaux supérieurs des

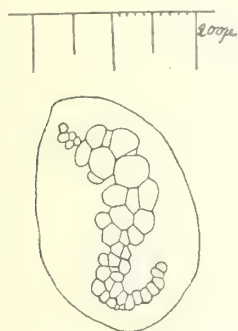


Fig. 15. — Coupe transversale d'un faisceau pétioleaire de *Phegopteris calcareea*.

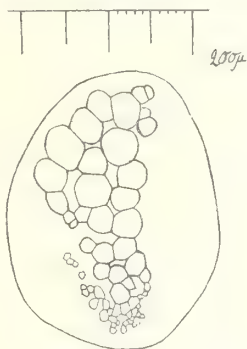


Fig. 16. — Un des deux faisceaux pétioleaires principaux de l'*Aspidium Forsteri* (coupe transversale).

Aspidium. Chez l'*Aspidium Forsteri* (fig. 16), les deux faisceaux principaux montrent également, dans leur partie ligneuse, un petit prolongement inférieur; ce dernier, toutefois, est bien moins net que chez le *Phegopteris calcareea*. De plus, la masse fondamentale du bois est plus allongée que chez la plupart des *Aspidium* que j'ai examinés; elle rappelle plutôt celle des faisceaux en « hippocampes ».

Dans le genre *Blechnum*, on peut également observer d'autres transitions non moins nettes. Dans le pétiole du *Blechnum Spicant*, il existe deux faisceaux principaux avec un bois en forme d'« hippocampe », et, en outre, un troisième petit faisceau semblable aux faisceaux inférieurs des *Aspidium*; alors que, en général, lorsqu'un pétiole est construit suivant le premier type que j'ai indiqué dans ce travail, il possède seulement les deux faisceaux en « hippocampes ». Chez le *Blechnum occidentale* L. (fig. 17), on remarque encore trois faisceaux pétioleaires, dont les deux supérieurs ont un bois en « hippocampe » : l'extrémité inférieure de ce bois est à peu près supprimée, comme chez

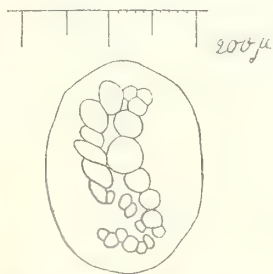


Fig. 17. — Un des deux faisceaux pétioleaires principaux du *Blechnum occidentale* (coupe transversale).

le *Phegopteris calcarea*. Dans le pétiole du *Blechnum brasiliense* Desv. (fig. 18), on trouve un assez grand nombre de faisceaux, dont les deux supérieurs ressemblent beaucoup à ceux des *Aspidium*. Mais, sur sa face inférieure, la masse ligneuse de ces

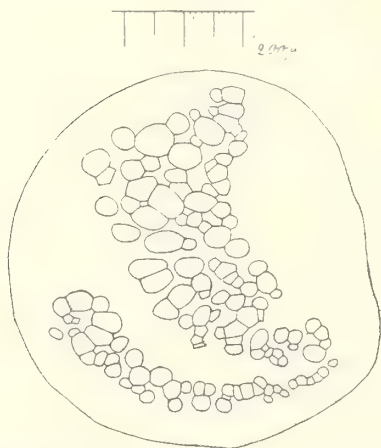


Fig. 18. — Un des deux faisceaux pétio-laires principaux du *Blechnum brasiliense* (coupe transversale).

deux faisceaux présente un petit appendice, comme chez le *Phegopteris calcarea*. Si l'on passe maintenant au *Blechnum Lanceola* Sw., on constate que le bois de ses deux faisceaux pétiolaires principaux a une forme de croissant ; elle est équivalente à la partie fondamentale d'un faisceau en « hippocampe », débarrassé de ses extrémités, à peu près comme chez l'*Adiantum Capillus-Veneris*, par exemple.

Ainsi, les deux types de structure que j'ai décrits jusqu'ici peuvent coexister dans un même genre, et s'y trouver reliés l'un à l'autre par toutes sortes de transitions.

Le second de ces types existait dès l'époque houillère, comme en témoigne un fragment de pétiole provenant d'Esnost, près d'Autun, fragment que j'ai désigné précédemment sous le nom de *Flicheia esnostensis* (1). Une coupe transversale de cet échantillon montre nettement deux faisceaux supérieurs (n° 1 et 5) (2) semblables aux deux principaux de l'*Aspidium cristatum*, par exemple. Les trois faisceaux inférieurs sont plus ou moins écrasés, surtout celui qui porte le numéro 2 (2). Le faisceau numéro 4 (2) est à peu près complet, et sectionné presque normalement, tandis que le faisceau numéro 3 (2) est coupé très obliquement, et par conséquent très déformé. Cela se comprend, puisque la partie interne de l'écorce a été détruite avant la fossilisation, permettant ainsi aux faisceaux de

(1) Bull. Soc. hist. nat. Autun, t. XXI, 1908, p. 331-340.

(2) Ibid., fig. 1.

s'incliner plus ou moins par rapport à leur position primitive. Quant aux deux faisceaux supérieurs (numéros 1 et 5), leur partie ligneuse est complète, et quelques-uns seulement de leurs vaisseaux ont été légèrement déplacés ; on peut d'ailleurs retrouver aisément la position qu'occupaient primitivement ces vaisseaux (1). Le faisceau numéro 1 a été coupé obliquement, mais le faisceau numéro

5 l'a été normalement. L'état de conservation de ce dernier est particulièrement satisfaisant (fig. 19), et la limite du bois y est très nette : on remarque à sa périphérie des éléments bien plus petits que ceux de la masse fondamentale, et, sur sa face inférieure principalement, ces éléments, qui sont très aplatis, et dont les parois sont très sinueuses, tendent même

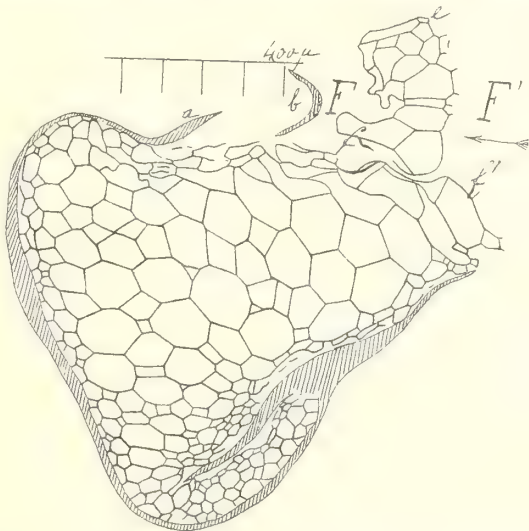


Fig. 19. — Un des deux faisceaux pétioleaires principaux du *Flicheia esnostensis* (n° 5). — *e*, amas de vaisseaux qui a été détaché du reste de la masse ligneuse dans le sens de la flèche ; la face *f* de cet amas coïncidait avec la région *f'* du reste du bois ; sa face *F* terminait à droite la face supérieure du faisceau, et sa face *F'* en terminait la face interne, du côté inférieur. Les régions remplies de hachures représentent des débris de tissus, et notamment de cellules gommeuses.

à devenir parenchymateux. La traînée jaune qui limite ce faisceau et qui semble due à la décomposition de tissus, notamment de cellules gommeuses (2), est brisée sur sa face inférieure ; après s'être recourbée sur cette dernière, elle se relève légèrement (*a*), et devient interrompue. On en retrouve plus loin un fragment anguleux (*b*), qui a dû être séparé et recourbé par suite du déplacement du groupe de vaisseaux *e*. Quant à l'écorce, elle possède, comme c'est le cas chez la

(1) F. Pelourde, *Bull. Soc. hist. nat. Autun* (loc. cit.), p. 333-335, et fig. 2, 3.

(2) *Ibid.*, p. 335, 336.

plupart des Fougères, une zone scléreuse externe, et une région parenchymateuse interne.

Troisième type de structure. — J'ai à parler maintenant d'un troisième type de structure caractérisé par l'existence d'un seul faisceau pétioleux arqué, dont la concavité est tournée vers la face supérieure de la fronde, ainsi que cela a lieu chez les *Osmundacées* (1).

Une structure analogue se retrouve également chez un certain nombre de fossiles recueillis dans le permien supérieur de l'Oural (*Zalesskya gracilis* Eichwald, sp.; *Z. diplorylon* Kidston et Gwynne-Vaughan; *Thamnopteris Schlechtendalii* Eichwald, sp.; *Bathypteris rhomboïdea* Kutorga, sp.; *Anomorphæa Fischeri* Eichwald) et dans les couches permienues situées près de Gore, en Nouvelle-Zélande (*Osmundites Dunlopi* Kidston et Gwynne-Vaughan, *Gibbiana* Kid. et Gw.-Vaughan, etc.) (2).

Parmi ces espèces, le *Thamnopteris Schlechtendalii* offre un intérêt particulier, puisqu'il a permis à MM. Kidston et Gwynne-Vaughan de décrire en détail l'origine de ses traces foliaires. Chacune de celles-ci constitue d'abord une protubérance à la surface du bois de la tige, et possède un amas central de protoxylème. Puis, cette protubérance s'isole, et quelques-uns de ses vaisseaux, situés en dedans du protoxylème, cessent de se former, et sont remplacés par du parenchyme. Finalement, la trace foliaire s'ouvre du côté interne, en face du protoxylème, qui se subdivise en plusieurs groupes. On a alors un faisceau arqué, qui diminue d'épaisseur en traversant l'écorce externe de la tige, et acquiert définitivement sa forme de fer à cheval à extrémités recourbées en dedans (3). Des phénomènes analogues s'observent aussi chez les *Zalesskya*

(1) Cf. notamment : Thomæ, *loc. cit.*, p. 434-435; — Zenetti, *Das Leitungssystem von Osmunda regalis und dessen Uebergang in den Blattstiel* (Bot. Ztg., 1895).

(2) Kidston and Gwynne-Vaughan, *On the fossil Osmundaceæ*, Parts I, II, III (Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1907, p. 759-778, et pl. I-VI; — 1908, p. 213-231, et pl. I-IV; — 1909, p. 651-665, et pl. I-VIII).

(3) Kidston and Gwynne-Vaughan, *loc. cit.*, part. III, p. 654-656; pl. III, fig. 16-17; pl. IV, fig. 18-29; — *On the origin of the adaxially-curved leaf-trace in the Filicales* (Proc. of the roy. Soc. of Edinb., vol. 28, part VI, No 29, p. 433-436).

gracilis (1) et *diploxylon* (2), bien qu'ils se succèdent d'une façon beaucoup plus accélérée chez cette dernière espèce. Chez l'*Osmundites skidegatenensis*, on constate encore des faits du même ordre, malgré certaines différences de détails assez sensibles. Ici, la trace foliaire, qui a déjà acquis sa forme d'arc dans l'écorce interne de la tige, se trouve à un certain moment soudée par ses extrémités à la surface externe de deux des faisceaux caulinaires adjacents, lesquels, quand on descend dans la tige, se fusionnent latéralement : ils constituent ainsi une seule masse, avec un groupe central de protoxylème, qui finit lui-même par disparaître (3).

MM. Kidston et Gwynne-Vaughan considèrent ces diverses modifications comme des stades traversés jadis par la trace foliaire dans son évolution phylogénétique. Celle-ci proviendrait donc d'une masse ligneuse solide pourvue d'un amas central de protoxylème (4). Ces diverses considérations éclairent ainsi d'un jour tout à fait nouveau la question de l'origine des faisceaux pétioinaires, tels qu'on les trouve chez les *Osmundacées*. Dans quelques-unes des traces foliaires du *Thamnopteris Schlechtendalii*, MM. Kidston et Gwynne-Vaughan ont constaté que, contrairement à l'habitude, la masse ligneuse, encore incluse dans l'écorce interne de la tige, possédait deux groupes de protoxylème au lieu d'un (5). De même, chez l'*Asterochlæna ramosa* Cotta, sp., le faisceau pétioinaire, qui a d'abord la forme d'une bande aplatie, avant de devenir arqué, présente deux amas internes de petits éléments (6), dont Stenzel n'a pas indiqué la nature, mais qui doivent être du protoxylème.

Le type de structure que l'on rencontre chez les *Osmundacées* coexiste dans le genre *Gleichenia* avec celui que j'ai décrit en premier lieu dans ce travail.

M. Poirault a comparé la forme du faisceau pétioinaire des *Mertensia* à un C plus ou moins net, et il a décrit celui des

(1) *On the fossil Osmundaceæ* (loc. cit.), part. II, p. 225, et pl. III, fig. 12-17.

(2) *Ibid.*, p. 228, et pl. IV, fig. 27-28.

(3) *Ibid.*, part. I, p. 771-772, et pl. IV, fig. 23.

(4) *On the origin of the adaxially-curved leaf-trace...* (loc. cit.), p. 435.

(5) *On the fossil Osmundaceæ*, part. III, p. 655, et pl. V, fig. 33-35.

(6) Stenzel, *Die Gattung Tubicaulis* (Mitt. K. min., geol. und prähist. Mus. Dresden, Heft 8, 1889, p. 17, et pl. III, fig. 30-32).

Eugleichenia comme circulaire ou subcordiforme (1). Or, si l'on considère des espèces appartenant à la section *Mertensia*, telles que les *Gleichenia flabellata* Br. et *simplex* Hk., on constate que la forme du faisceau ligneux, à la base de la fronde, est celle d'un arc ressemblant fort à celui d'une Osmonde. Dans cet arc, le nombre des groupes de protoxylème, plus ou moins grand suivant les cas, peut s'élever jusqu'à vingt, chez le *Gl. longissima* Bl., par exemple (2).

Si l'on considère maintenant le *Gleichenia dicarpa* Br., qui appartient à la section *Eugleichenia*, on remarque que la

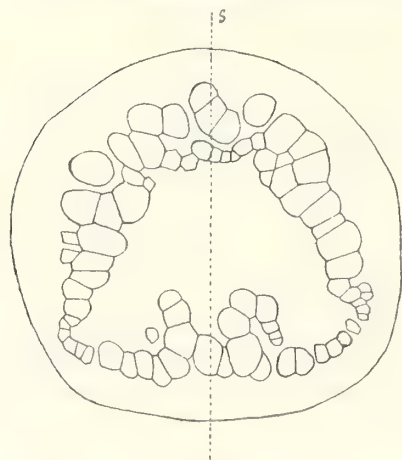


Fig. 20. — Coupe transversale de la base d'un faisceau pétiole de *Gleichenia dicarpa* (d'après une photographie de M. Kidston, reproduite par M. Bower). — s, plan de symétrie.

partie ligneuse du faisceau pétiole comprend, de chaque côté, une région renflée, constituée par de gros éléments, et donnant à l'ensemble l'aspect d'un double « hippocampe ». Ce faisceau, qui possède trois amas de protoxylème, correspondant à ses trois concavités (3), rappelle donc ceux du premier type que j'ai signalé, tels qu'on les trouve parfois dès la base de la feuille, ou sinon à un niveau plus ou moins élevé,

quand la bande transversale inférieure a disparu. M. Bower a figuré (4) (fig. 20), d'après une photographie de M. Kidston, la coupe transversale de la base du pétiole d'un *Gl. dicarpa*. Dans cette figure, le faisceau ligneux est fermé, mais les extrémités recourbées de tout à l'heure apparaissent encore nettement, sous la forme de deux proéminences internes. La face inférieure est occupée par des éléments beaucoup plus

(1) *Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires* (Ann. sc. nat., Bot., 7^e sér., t. 48, 1893, p. 489-490).

(2) Cf. Boodle, *On the anatomy of the Gleicheniaceæ* (Ann. of Bot., vol. XV, 1901, p. 717).

(3) *Ibid.*, p. 714, et pl. XXXVIII, fig. 7.

(4) *The origin of a Land Flora*, London, 1908, fig. 98 et 314.

grands que ceux qui occupaient la même position dans le faisceau que j'ai décrit plus haut, et les deux faces latérales sont un peu renflées. En somme, on a un contour fermé sensiblement cylindrique, mais dans lequel la forme d'un double « hippocampe » commence à être légèrement indiquée (1).

On peut encore trouver un faisceau en forme d'arc dans des rachis constitués à la base suivant le premier type que j'ai décrit : c'est ce que j'ai constaté dans une fronde de *Cibotium Schiedeii* Bak., entre autres.

Le mode d'organisation que je viens d'étudier se rencontre chez des formes plutôt aberrantes, à plusieurs points de vue. C'est ainsi, en effet, que les *Osmundacées* possèdent dans leurs racines un bois plus compliqué qu'il ne l'est ordinairement chez la plupart des Fougères : ce bois, qui est constitué par de nombreux vaisseaux, devient parfois tricentre (*Todea barbara* Moore). Et il est intéressant de remarquer à ce propos que, dans les racines du *Bathypteris rhomboïdea* Kutorga, MM. Kidston et Gwynne-Vaughan ont observé un bois, tantôt triarche, tantôt diarche (2). Ces auteurs présumant que cela tient à des questions de niveaux, et que les masses ligneuses diarches appartiennent à des régions voisines du sommet des racines, ou à des ramifications de ces dernières ; ils ont d'ailleurs observé des transitions entre ces deux manières d'être (3).

D'ailleurs, le développement ontogénique de la racine des *Osmundacées* est très différent de celui que l'on peut suivre chez la grande majorité des Fougères, ainsi que l'a montré M. Chauveaud chez l'*Osmunda palustris* Sturm (4). Dans la racine de cette espèce, en effet, la cellule initiale n'a plus la forme d'un tétraèdre ; elle est penta ou hexaédrique, et forme, par conséquent, en se divisant, des segments plus nombreux, sans alter-

(1) De même, au sommet du pétiole du *Gleichenia flabellata*, on observe trois faisceaux cylindriques obtenus par fragmentation du faisceau primitif. Ces trois faisceaux s'ouvrent ensuite pour donner trois arcs qui se dirigent, l'un dans le rachis principal, et les deux autres dans les deux rachis secondaires correspondants (Cf. Boodle, *On the anatomy of the Gleicheniaceæ*, p. 727).

(2) *On the fossil Osmundaceæ* (loc. cit.), Part. III, p. 660, et pl. VII, fig. 55-56.

(3) *Ibid.*, p. 661, et pl. VII, fig. 55.

(4) *Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes* (Ann. sc. nat., Bot., 8^e série, t. 18, p. 201, 202, et pl. IV, fig. 26).

nance régulière ; si bien que les divers cloisonnements sont impossibles à suivre (1).

De même, un certain nombre de *Gleichenia* ont des racines tétrarches : tel est le cas du *Gl. (Eugleichenia) circinata* Sw., var. *microphylla*, par exemple (2). J'ai observé un bois diarche, notamment dans des fragments de racines de *Gl. (Eugleichenia) Boryi* Kze et de *Gl. (Mertensia) flabellata*, et un bois triarche dans un autre fragment appartenant au *Gl. (Eugleichenia) dicarpa* ; dans ce dernier, l'écorce était entièrement sclérifiée. J'ignore si ces échantillons provenaient de racelles, ou de régions de la racine principale assez éloignées de la tige. En tout cas, il est évident que les racines des *Gleichenia*, comme celles des *Osmundacées*, s'éloignent du type fondamental qui caractérise l'immense majorité des *Eupilicinées*. Il en est de même, comme on le verra plus loin, pour les racines des *Matoniacées*, et pour celles des *Marattiacées*.

Dans le pétiole de ces Fougères, on trouve encore un faisceau ligneux en arc, mais avec quelques modifications intéressantes.

Chez les *Marattiacées*, on sait que les feuilles possèdent à leur base, chez les grandes espèces du moins, de nombreux faisceaux ordonnés suivant plusieurs cercles concentriques. Ces cercles se fusionnent entre eux et disparaissent progressivement par voie centrifuge, à mesure que le niveau s'élève (3) ; à un certain moment, on n'a plus que deux cercles. On peut avoir une figure analogue dès la base du pétiole, chez de petites espèces, telles que le *Marattia fraxinea* Sm. ; il en est encore ainsi à la base des rachis secondaires, chez les *Angiopteris evecta* Hoffm. et d'*Urvilleana* de Vriese. Finalement, on arrive à avoir seulement une bande de faisceaux, rectiligne ou arquée, à l'intérieur du cercle externe. Puis, un des faisceaux de la bande interne se fusionne avec un de ceux de la région supérieure du cercle externe, et il se forme ainsi un faisceau en forme d'X, qui se divise ensuite dans le sens du plan de symétrie ; si bien que l'ensemble de tous les faisceaux acquiert la forme d'un arc ouvert du côté supérieur et dont les extré-

(1) Chauveaud, *loc. cit.*, p. 201.

(2) Boodle, *loc. cit.*, p. 734, et pl. XXXIX, fig. 29.

(3) Cf. Thome, *loc. cit.*, p. 449.

mités sont recourbées en dedans. Cette dernière transformation peut se renouveler une ou plusieurs fois, ainsi que je l'ai constaté dans un rachis secondaire d'*Angiopteris erecta*. De toutes façons, dans la nervure médiane des pinnules, il existe un seul faisceau en arc, rappelant celui des *Osmundacées* (1).

En somme, l'appareil conducteur des frondes des *Marattiacées* vivantes est constitué, à partir d'un certain niveau, soit par un contour externe de faisceaux fermé, en dedans duquel se trouvent quelques autres faisceaux ordonnés suivant une bande transversale; soit par un arc ouvert en haut, et dont les extrémités sont recourbées en crochets vers l'intérieur.

Comme je l'ai montré précédemment, il s'effectuait des transformations du même ordre dans les feuilles des *Marattiacées* fossiles, qui étaient ainsi construites sur le même plan que celles des *Marattiacées* actuelles, contrairement à l'opinion

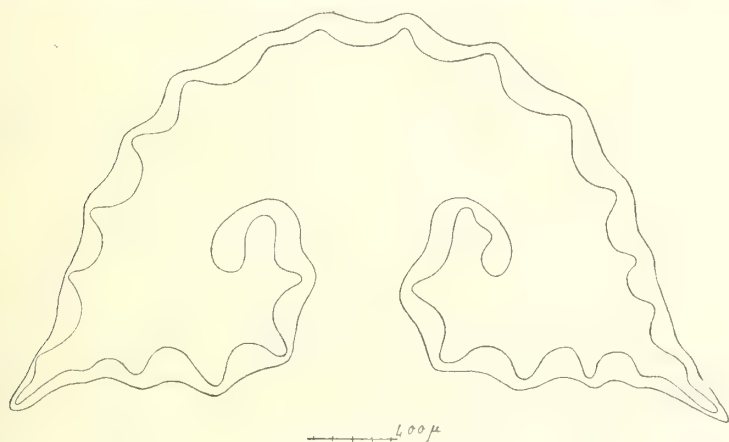


Fig. 21. — Coupe transversale d'un faisceau pétioleaire de *Matonia pectinata*.

admise jusqu'ici (2). Ceci confirme les relations établies par M. Grand'Eury entre les *Psaronius*, les *Caulopteris*, les *Stiptopteris* et les vrais *Pecopteris*, d'après les rapports de position dans lesquels il a trouvé ces divers fossiles (3).

J'ai vu s'accomplir des modifications analogues dans un

(1) Voir, pour ces diverses modifications : F. Pelourde : *Recherches sur la position systématique des plantes fossiles dont les tiges ont été appelées Psaronius*, Psaronio-caulon, Caulopteris (Bull. Soc. Bot. France, 1908, p. 88-96, p. 112-117, et pl. III, IV).

(2) *Ibid.*, p. 113-117.

(3) Grand'Eury, *Flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France* (Mém. sav. étrangers Ac. Sc., 1877, p. 79, 80, 82, 98).

fragment de pétiole de *Matonia pectinata* Br., long de moins d'un centimètre et demi. A une des extrémités de ce fragment, l'appareil

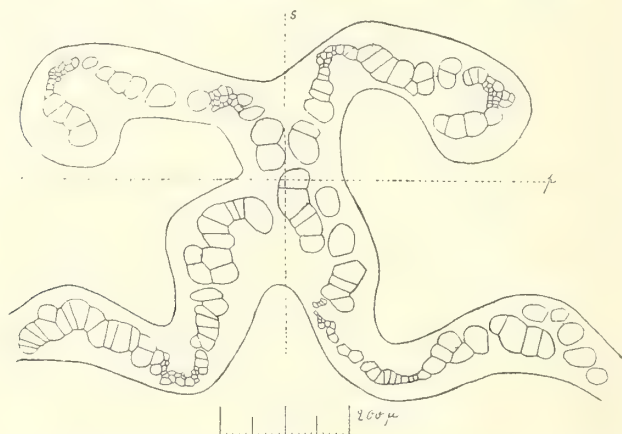


Fig. 22. — Appareil conducteur d'un pétiole de *Matonia pectinata* : coupe transversale d'une partie de la région supérieure, montrant la réunion des deux extrémités de l'arc primitif, suivant le plan de symétrie *s*.

conducteur était constitué par un seul faisceau, ayant la forme décrite par M. Seward (1) (fig. 21). A un autre niveau, les extré-

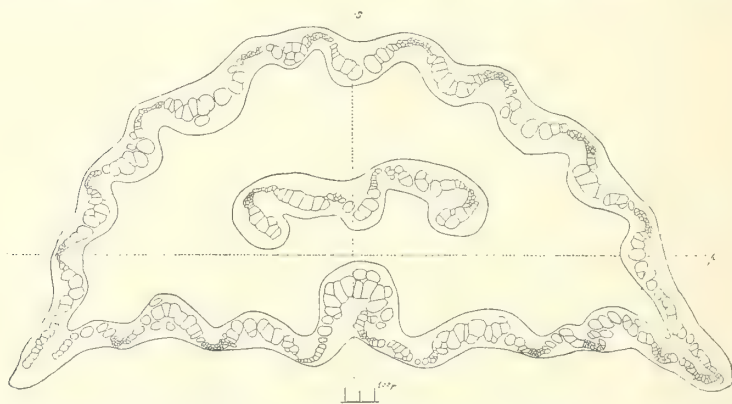


Fig. 23. — Appareil conducteur d'un pétiole de *Matonia pectinata* : coupe transversale montrant un contour externe fermé et une bande sinueuse interne qui s'est isolée suivant le plan *p*, perpendiculaire au plan de symétrie *s*.

mités recourbées du faisceau, après s'être rapprochées progressivement l'une de l'autre avaient fini par se toucher (fig. 22) ; et finalement, la bande sinueuse interne ainsi formée s'était

(1) Seward, *On the structure and affinities of Matonia pectinata, with notes on the geological history of the Matoniinae* (Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1898, vol. 191, p. 183).

isolée (fig. 23) suivant le plan p (voir fig. 22 et 23), perpendiculaire au plan de symétrie. On avait alors un contour externe continu et fermé, et une bande interne également continue. Ceci rappelle tout à fait ce qui a lieu chez les *Marattiacées* vivantes, et surtout chez les *Marattiacées* fossiles. Diels a indiqué une semblable transformation dans un pétiole appartenant également au *Matonia pectinata*, mais, dans la région qu'il a examinée, la bande interne se trouvait fragmentée en trois faisceaux (1).

Dans un rachis secondaire de la même espèce, j'ai observé, à un niveau assez élevé, un faisceau comprenant une seule assise d'éléments ligneux, et dont la forme rappelle celle d'un double « hippocampe » (fig. 24). Il est très intéressant de rencontrer de telles transformations dans une même fronde.

Ainsi que l'a observé M. Seward, la racine adulte du *Matonia pec-*

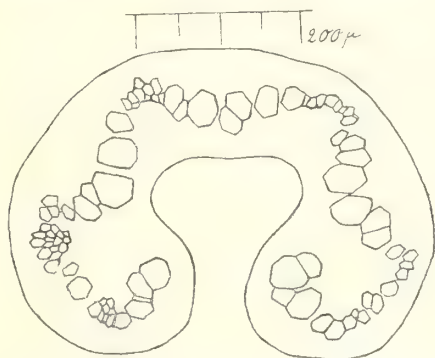


Fig. 24. — Faisceau d'un rachis secondaire de *Matonia pectinata* (coupe transversale).

tinata possède un faisceau ligneux tricentre (2). Dans quelques fragments de racines appartenant également à cette espèce, et sans doute situés à une certaine distance de la tige, j'ai remarqué un bois bicentre, semblable à celui que l'on trouve habituellement chez la plupart des Fougères. D'autres coupes m'ont montré une bande ligneuse encore bicentre, mais courbée, au lieu d'être diamétrale. Dans d'autres coupes enfin, j'ai vu l'origine d'un troisième pôle.

Ainsi, par son organisation générale, et en particulier par la structure de sa racine, le *Matonia pectinata* constitue une forme assez aberrante. Toutefois, sa racine, bien que n'étant plus bicentre, est bien moins compliquée qu'elle ne l'est chez les

(1) Diels, in Engler und Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien...* : *Pteridophyta*, p. 347, et fig. 180, C, D.

(2) *Loc. cit.*, p. 181, et pl. 20, fig. 42.

Marattiacées fossiles ou vivantes. On sait, en effet, que, chez ces dernières, on remarque un assez grand nombre de faisceaux libériens et ligneux (1).

Quatrième type de structure. — Contrairement à ce qui a lieu chez les Fougères précédentes (*Osmundacées*, *Marattiacées*, *Matoniacées*), certaines formes fossiles possèdent un faisceau foliaire en arc ouvert du côté *inférieur*, et non plus du côté *supérieur*. Tel est le cas, par exemple, des divers *Anachoropteris* (*An. Decaisnei* B. R., *pulchra* Corda...). A propos de l'*An. Decaisnei*, il est bon de rappeler que, d'après les constatations faites par B. Renault, le bois du faisceau foliaire a d'abord, chez cette espèce, la forme d'une ligne fermée, circulaire ou elliptique, qui s'ouvre ensuite du côté inférieur (2) ; de même, comme je l'ai mentionné déjà (page 133), les trois faisceaux circulaires que l'on observe au sommet du pétiole, chez le *Gleichenia flabellata*, deviennent trois arcs en s'ouvrant sur leur face supérieure.

On trouve encore un faisceau pétioleaire orienté comme celui des *Anachoropteris* chez l'*Asterochlæna* (*Menopteris*) *dubia* Cotta, sp. et chez le *Tubicaulis Solenites* Cotta. Je rappellerai en passant que Stenzel a étudié des racines appartenant à cette dernière espèce, et que ces racines possédaient une bande ligneuse diamétrale bicentre, comme chez la plupart des Fougères (3).

J'ai pu étudier une coupe transversale prise dans un fragment de pétiole silicifié recueilli aux environs d'Autun (fig. 25). J'ai également trouvé dans la collection Roche, une préparation

(1) Cf. notamment : Corda, *Beiträge zur Flora der Vorwelt*, p. 94-111. — Van Tieghem, *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires : Mémoire sur la racine* (Ann. Sc. Nat., Bot., 5^e série, t. 13, 1870-1871, p. 70-75) ; — Zeiller, *Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, 1^{re} partie, p. 178-271 ; — Stenzel : 1^o *Ueber die Staarsteine* ; — 2^o *Die Psaronien...* (Beitr. z. Paläontologie und Geologie Oesterreich-Ungarns und des Orients, Bd 19, 1906). — Rudolph, *Psaronien und Marattiaceen* (Denksch. d. Kais. Akad. d. Wissensch., Bd 78, Vienne, 1906) ; — F. Pelourde, *Recherches comparatives sur la structure de la racine chez un certain nombre de Psaronius* (Bull. Soc. Bot. France, 1908, p. 352-359, et p. 377-382).

(2) B. Renault, *Études sur quelques végétaux silicifiés des environs d'Autun* (Ann. Sc. nat., Bot., 5^e série, t. 12, p. 176 ; pl. X, fig. 4, et pl. XI, fig. 7, 8). — *Recherches sur la structure et les affinités botaniques des végétaux silicifiés recueillis aux environs d'Autun et de Saint-Étienne* (Mém. Soc. éduenne, 1878, p. 128).

(3) *Die Gattung Tubicaulis* (*loc. cit.*), p. 11, et pl. I, fig. 9, 10.

semblable à la précédente, et qui doit provenir du même échantillon ; cette préparation était étiquetée sous le nom d'*Anachoropteris*. Malheureusement, la partie ligneuse du pétiole en question a disparu avant la fossilisation, et il n'en reste çà et là que quelques éléments mal conservés ; son contour général seul est indiqué, et la dépression que l'on remarque sur sa face supérieure a dû se produire accidentellement, par suite d'un phénomène de compression. Il est donc impossible d'attribuer à cet organe une détermination précise, bien que, par la forme et l'orientation de son faisceau, il rappelle assez certaines figures d'*Anachoropteris Decaisnei*.

Ce pétiole possède une gouttière très prononcée, dont les deux bords dessinent, à droite et à gauche, une nouvelle concavité avant de se ramener sur la face inférieure de l'organe. Ce dernier est limité par quelques assises de cellules sclérifiées assez petites, et souvent mal conservées ; ensuite, vient une région bien plus épaisse que la précédente, et constituée par de grandes cellules parenchymateuses. Puis, on remarque une zone dans laquelle les cellules ont été complètement détruites. Autour de l'espace occupé jadis par le faisceau, il reste encore un peu de parenchyme qui, d'une part, remplit la concavité du faisceau, et, d'autre part, constitue sur chacune des deux faces latérales de ce dernier, un amas dont le contour est à peu près parallèle à celui du pétiole. Ce massif de cellules émet en effet, du côté inférieur, un prolongement correspondant à l'un des bords de la gouttière du pétiole, et, plus haut, il en émet un deuxième, moins important que le premier. Beaucoup de ses cellules sont mal conservées ; celles qui sont situées dans l'axe de chacun des deux prolongements ont été comprimées, et sont maintenant détruites ou aplaties perpendiculairement à cet axe. Ces éléments aplatés ou détruits constituent des traînées jaunâtres, dont la couleur semble due à la décom-

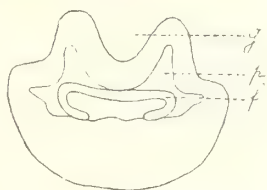


Fig. 25. — Coupe transversale d'un fragment de *pétiole fossile*. — *f*, faisceau ; *p*, restes de parenchyme entourant le faisceau et remplissant sa concavité ; *g*, gouttière du pétiole. — L'orientation de cette figure est inverse de celle des autres figures de ce travail (sauf la figure 28) : autrement dit, c'est la face inférieure ou dorsale du pétiole qui est tournée vers l'observateur.

position de cellules gommeuses, et qui se raccordent avec une trainée analogue située autour du faisceau. Le parenchyme qui occupe la concavité de ce dernier est également entouré par une bande jaunâtre semblable aux précédentes: il est souvent mal conservé, et présente entre ses cellules des méats très nets. De plus, on y remarque çà et là quelques éléments isolés ou groupés, dont les parois sont brunes et épaisses, et qui doivent être des fibres. Quelques éléments semblables existent aussi dans chacun des groupes parenchymateux latéraux.

Dans la feuille de certaines Fougères vivantes appartenant au

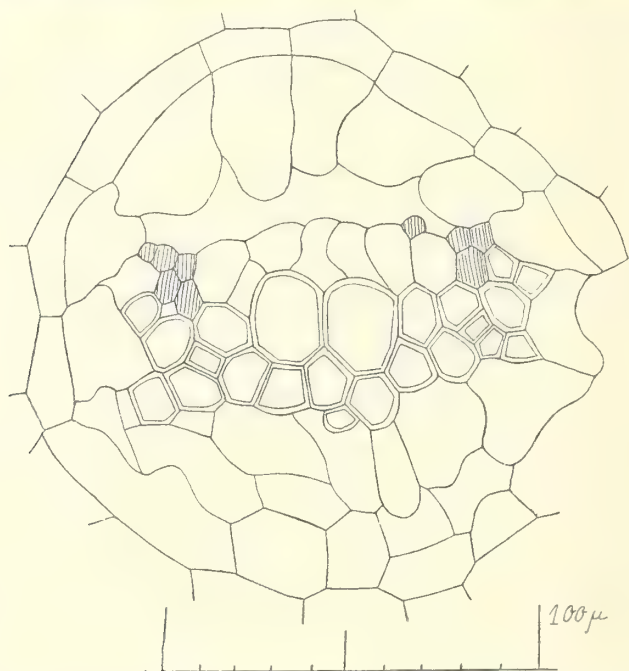


Fig. 26. — Faisceau pétioleaire du *Schizea robusta* : coupe transversale prise près de la base d'une fronde fertile. L'appendice que l'on observe dans le faisceau ligneux du *Schizea elegans* (fig. 27) est nul, ou à peu près, chez le *Schizea robusta*. — Les éléments figurés avec un double contour sont des vaisseaux, et les cellules remplies de hachures sont des fibres. Le liber, qui occupait la région vide de cellules, du côté inférieur, n'a pas été figuré.

genre *Schizea*, on trouve également un faisceau ligneux en forme d'arc ouvert du côté *inférieur*, et non pas du côté *supérieur*, comme cela a lieu chez les *Osmundacées*. Il en est ainsi, par exemple, chez le *Schizea malaccana*, dont la structure

a été étudiée par MM. Tansley et Chick (1), et aussi chez diverses autres espèces du même genre (Cf. fig. 26). Chez d'autres *Schizea*, tels que le *Schizea elegans* Sw. (fig. 27), la partie ligneuse du faisceau pétioleaire comprend encore un arc

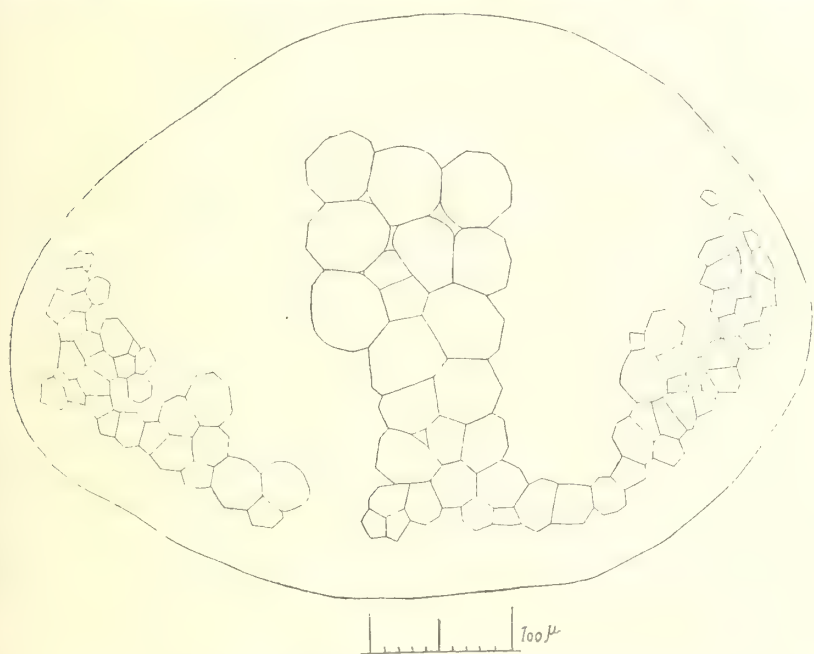


Fig. 27. — Coupe transversale d'un faisceau pétioleaire de *Schizea elegans*.

ouvert du côté inférieur, mais il s'ajoute à cet arc, au milieu de sa concavité, un appendice plus ou moins allongé (2) qui donne à l'ensemble un aspect rappelant la coupe sagittale d'une Méduse. Quand il y a bifurcation du pétiole ou des nervures (fig. 28), cet appendice se détache de l'arc et se divise en deux parties, suivant le plan de symétrie : en même temps, l'arc acquiert une dépression en son milieu. Finalement, chaque moitié de l'appendice se dirige vers le centre de chacune des moitiés de l'arc ; celles-ci se séparent également, et ainsi se reconstituent, par voie dichotomique, deux faisceaux semblables au faisceau primitif.

(1) *On the structure of Schizea malaccana* (Ann. of. Bot., vol. 17, 1903, p. 503, et pl. XXV, fig. 6).

(2) *Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen* : II, Schizeaceen, p. 23, et pl. IV, fig. 40.

A mesure que le niveau s'élève, l'appendice en question diminue de plus en plus, et finalement il disparaît, si bien que,

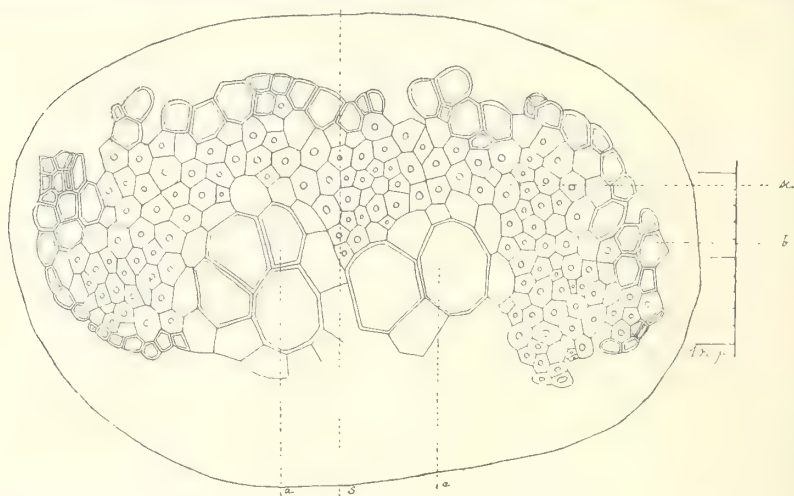


Fig. 28. — Coupe transversale de l'appareil conducteur d'une nervure de *Schizaea elegans*, montrant la bifurcation de cette nervure. — *b*, bois; *a*, *a*, les deux moitiés de l'appendice primitif du bois; *sc*, sclérenchyme; *s*, plan de symétrie. (L'orientation de cette figure est la même que celle de la figure 25.)

vers les extrémités des nervures, on a seulement un arc assez peu

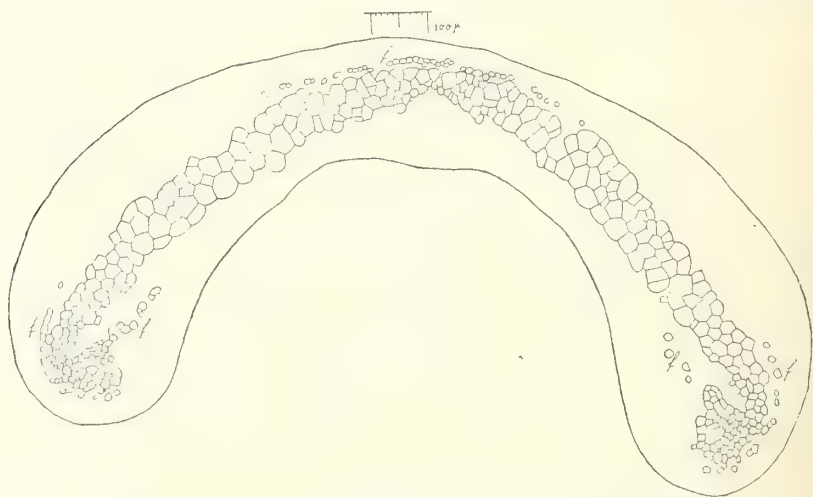


Fig. 29. — Coupe transversale du faisceau pétioleaire de l'*Aneimia Phyllitidis*, prise auprès de la base de la fronde. — *f*, fibres.

important, comparable à celui que l'on observe, dès la base de la fronde, chez le *Schizaea malaccana*. Ainsi, dans la fronde des

Schizea, on arrive tôt ou tard à avoir un faisceau ligneux en arc, orienté comme chez les *Anachoropteris*.

La famille des *Schizéacées*, prise dans son ensemble, présente un grand intérêt, par suite de la variété qui existe dans la structure de ses feuilles. Ainsi, chez les *Aneimia* (*A. Phyllitidis* Sw...), le faisceau ligneux (fig. 29), avec sa forme plutôt anguleuse qu'arquée, ses deux branches latérales légèrement renflées et recourbées au sommet, et aussi par la position de ses trois amas de protoxylème, est intermédiaire entre le premier type que j'ai décrit (double « hippocampe ») et le type en arc ouvert du côté supérieur.

Le faisceau pétioleaire du *Mohria caffrorum* Desv. ressemble beaucoup plus à un double « hippocampe », bien que, comme l'a constaté M. Boodle (1), il ne possède également que trois groupes de protoxylème (2).

L'organisation de la racine, chez les diverses *Schizéacées*, est également pleine d'intérêt. Chez plusieurs de celles-ci, j'ai observé une structure analogue à celle décrite par quelques auteurs chez les *Schizea pennula* Sw. (3), *malaccana* (4) et *digitata* Sw. (5). C'est ainsi que, chez les *Sch. australis* Gaud., *pennula*, *dichotoma* Sw., j'ai remarqué un petit nombre d'assises corticales (trois environ, en comptant les restes de l'épibème), dont la plus interne était constituée par six cellules sclérifiées suivant leurs parois internes et radiales, et beaucoup plus grandes que les autres; quelquefois, les lumières de ces cellules sont complètement oblitérées par les zones successives d'épaississements. L'ensemble du cylindre central et de l'endoderme constitue un prisme hexagonal régulier (fig. 30), dont la trace est, par conséquent, hexagonale. Les cellules endodermiques et péricycliques sont au nombre de six, et les éléments du faisceau sont peu nombreux : sur une coupe de racine de

(1) *On the anatomy of the Schizeaceæ* (Ann. of Bot., 1901, p. 393, et pl. XX, fig. 36).

(2) M. Boodle a signalé certains termes de passage entre les divers modes de structure que je viens d'énumérer chez les *Schizéacées* (*loc. cit.*, p. 378, 393, 394).

(3) Prantl, *loc. cit.*, p. 38.

(4) Tansley and Chick, *loc. cit.*, p. 504, et pl. XXV, fig. 9.

(5) Boodle, *loc. cit.*, p. 378, 379.

Sch. australis, j'ai rencontré seulement trois vaisseaux (fig. 31).

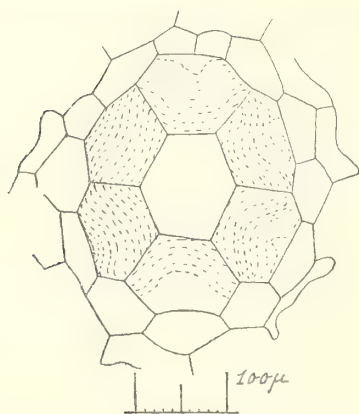


Fig. 30. — Écorce de la racine du *Schizaea pennula* (coupe transversale) : les éléments remplis de lignes en pointillé sont les six grandes cellules scléreuses situées autour de l'endoderme.

Quelquefois, une partie des cellules de l'endoderme et du péri-cycle (ou même toutes ces cellules) sont dédoublées sans que la forme générale du prisme soit modifiée. Il en est ainsi chez les *Sch. pectinata* Sm., *robusta* Bak., *fistulosa* Labill., *incurvata* Schk..., par exemple. J'ai enfin remarqué, dans une grosse racine de *Sch. cristata* Willd., à un niveau voisin de son point d'insertion sur la tige, un assez grand nombre d'assises corticales. Les cellules sus-endodermiques étaient au nombre de onze, au lieu de six, et leur taille

était moindre que chez les espèces précédentes ; de même.

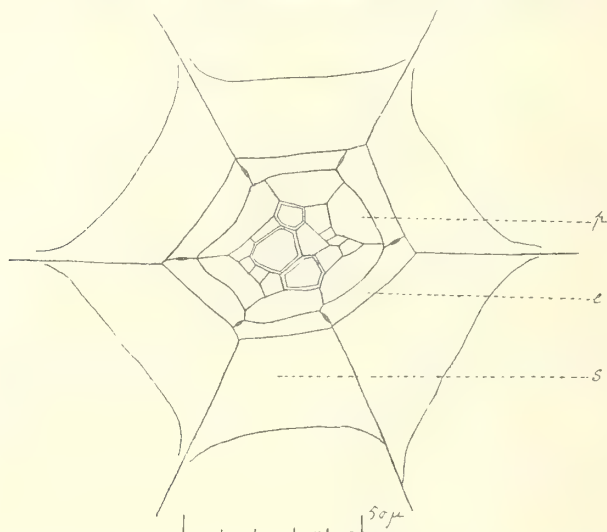


Fig. 31. — Cylindre central de la racine du *Schizaea australis* (coupe transversale). *p*, péri-cycle; *e*, endoderme; *s*, partie sclérisée des six grandes cellules qui entourent le cylindre central. Les trois éléments figurés avec un double contour sont des vaisseaux.

celles du péri-cycle et de l'endoderme avaient subi un certain

nombre de divisions. En résumé, dans la racine des *Schizea*, il existe souvent un cylindre central hexagonal, entouré par six cellules endodermiques tabulaires, en dehors desquelles se trouvent six grandes cellules sclérifiées. Chez certaines espèces, ce nombre peut augmenter aux approches de la tige, et même modifier la forme du cylindre central, sans toutefois jamais devenir très important.

Dans la racine du *Lygodium hastatum* Mart., j'ai trouvé une écorce assez épaisse, parenchymateuse en dehors et sclérifiée en dedans. Autour de l'endoderme, j'ai remarqué six cellules allongées tangentiellement et moins larges que celles qui existent à la même place chez les *Schizea*. L'ensemble de l'endoderme et du cylindre central était encore hexagonal, en coupe transversale; les cellules endodermiques étaient au nombre de douze, et celles du péricycle étaient très nombreuses. Cette description coïncide à peu près avec celle qu'a donnée M. Boodle pour les racines des *Lygodium pinnatifidum* Sw. et *dichotomum* Sw. (1); toutefois, chez cette dernière espèce, M. Boodle a observé seulement six cellules endodermiques.

Chez l'*Aneimia adiantifolia* Sw. (fig. 32), il existe autour de l'endoderme de la racine six cellules semblables à celles que l'on trouve chez le *Lygodium hastatum*; on remarque en outre plus de six cellules endodermiques, et de nombreuses cellules péricycliques.

Quant aux racines de l'*Aneimia Phyllitidis* et du *Mohria caffrorum*, elles ont de nombreuses cellules sus-endodermiques, endodermiques et péricycliques (1), et la trace de leur cylindre central n'est plus hexagonale.

Cette forme hexagonale, qui existe à l'état adulte dans les racines de nombreuses *Schizacées*, correspond à un certain

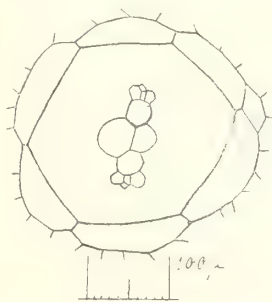


Fig. 32. — Partie interne d'une racine d'*Aneimia adiantifolia* : coupe transversale, montrant les six grandes cellules allongées tangentiellement qui entourent l'endoderme; au centre, on remarque la bande ligneuse.

(1) Cf. Boodle, *loc. cit.*, p. 385, 394.

stade du développement, qui est dépassé chez la grande majorité des Fougères. Chez la plupart des *Filicinaées*, en effet, les racines possèdent, à un certain moment de leur évolution, un cylindre central hexagonal, d'abord constitué par six secteurs unicellulaires, qui ont chacun un devenir nettement défini et une véritable autonomie, et dont les premières subdivisions ne modifient pas la forme hexagonale de l'ensemble durant quelque temps (1).

De même, dans les racines de divers *Adiantum* (*A. cuneatum*, *tenerum*, *formosum* R. Br...), on remarque, en dehors d'un cylindre central hexagonal, six grandes cellules sus-endodermiques, dont quelques-unes sont parfois subdivisées. Chez les *Adiantum Capillus-Veneris* et *macrophyllum* Sw., ces mêmes cellules sont toutes dédoublées, ou à peu près, et le cylindre central n'est plus hexagonal (2).

Ainsi, sauf certaines exceptions, telles que le *Mohria caffrorum* ou l'*Aneimia Phyllitidis*, on peut dire que, chez beaucoup de *Schizéacées* et d'*Adiantum*, la structure des racines est moins évoluée que chez la plupart des Fougères. Chez ces mêmes plantes, d'ailleurs, la nervation des pinnules est souvent très simple : ainsi, chez les *Adiantum* et les *Schizea*, elle est dichotome ; et, chez les autres *Schizéacées*, Prantl a montré comment on peut la ramener au type vraiment dichotome (1). Or, il est frappant de constater que, chez plusieurs des *Schizéacées* que j'ai examinées, une structure plus compliquée dans les racines correspond à une nervation également plus perfectionnée. C'est ainsi que, chez l'*Aneimia adiantifolia*, dont les nervures sont toutes libres, le cylindre central des racines est hexagonal et entouré par un petit nombre de cellules endodermiques, autour desquelles se trouvent seulement six grandes cellules ; tandis que, chez l'*Aneimia Phyllitidis*, dont les nervures sont plus ou moins anastomosées entre elles, les racines ont une organisation bien plus compliquée et ressemblent à celles de la plupart des Fougères.

Conclusions. — D'après ce qui précède, l'appareil libéro-

(1) Chauveaud, *loc. cit.*, p. 168-201, et p. 266.

(2) F. Pelourde, *Recherches anatomiques...* (*loc. cit.*), p. 331-335, et fig. 35, 37, 39, 71.

ligneux des frondes permet de distinguer, aussi bien chez les Fougères fossiles que chez les Fougères vivantes quatre types principaux de structure, entre lesquels il existe des passages souvent très nets.

Le premier de ces types possède deux faisceaux ligneux en forme d'« hippocampes », qui se réunissent par leurs extrémités inférieures à des niveaux variables (ex. *Pteris cretica*, *Nephrodium molle*, etc.). J'ai rattaché à ce même type un certain nombre d'espèces dont les pétioles possèdent un seul faisceau (*Davallia strigosa*, *platyphylla*, *Adiantum tenerum*, *Protopteris*, etc.), ou même plus de deux (*Blechnum Spicant*, diverses *Cyathéacées*, etc.).

D'autres fois, il existe, à la base du pétiole, un certain nombre de faisceaux ordonnés suivant un arc ouvert en haut, et dont les deux supérieurs ont un bois en forme de triangle, dont la pointe supérieure est prolongée par un appendice recourbé en dedans (*Aspidium*, *Flicheia esnostensis*...)

Ou bien le pétiole renferme un seul faisceau en arc ouvert du côté supérieur (*Osmondacées* vivantes et fossiles). Cet arc est susceptible de se transformer parfois en une ligne externe fermée, à l'intérieur de laquelle se trouve une bande transversale constituée par un ou plusieurs faisceaux (*Matoniacées*, *Marattiacées* vivantes et fossiles).

Enfin, le système fasciculaire de la fronde est constitué par un faisceau unique en forme d'arc ouvert du côté inférieur, et non plus du côté supérieur (*Anachoropteris*, certaines *Schizéacées*).

N. B. — Dans presque toutes les figures du précédent travail, le côté correspondant à la face *ventrale* (ou supérieure) de la fronde est tourné vers l'observateur.

REMARQUES SUR LES DIPSACACÉES

Par Ph. Van TIEGHEM

Après avoir étudié récemment dans ce Recueil l'orientation de l'ovule dans le pistil, de la graine dans le fruit et de l'embryon dans la graine chez les Caprifoliacées et les Valérianacées (1), j'ai été naturellement amené à étendre cet examen à la famille des Dipsacacées. Les quelques remarques que j'ai pu faire au cours de ces nouvelles recherches, tant sur ces trois points que sur plusieurs autres, font l'objet du présent travail.

Dans la classe des Dicotyles, dans l'ordre des Solaninées, caractérisé par l'ovule transpariété unitegminé, et dans l'alliance des Rubiales, définie par la corolle gamopétale, l'androcée isostémone et le pistil adhérent à carpelles clos, les Dipsacacées forment une petite famille à part. Très éloignées des Composées, types d'une autre alliance du même ordre caractérisée par les carpelles ouverts, auxquelles elles ressemblent par leur inflorescence en capitule et à côté desquelles, depuis A.-L. de Jussieu, tous les botanistes s'accordent à les classer, elles n'ont, semble-t-il, d'affinités réelles qu'avec les Valérianacées.

Ces affinités ont été d'ailleurs très diversement appréciées aux différentes époques. Tournefort, en 1694, les jugeait très faibles, puisqu'il rangeait ses genres *Dipsacus* et *Scabiosa* dans

(1) Ph. Van Tieghem, *Orientation de l'ovule dans le pistil et de l'embryon dans la graine chez les Valérianacées* (Ann. des Sc. nat., Bot., 9^e série, VIII, p. 176, 1908) et *Remarque sur l'orientation de l'embryon des Caprifoliacées* (même Recueil, VII, p. 128, 1908).

sa douzième classe et ses genres *Valeriana* et *Valerianella* bien loin d'eux, dans sa seconde classe (1). Vaillant, au contraire, les estimait très étroites, car, lorsque, en 1722, il a établi sa classe des Dipsacées, il y a compris, dans sa première section, à côté des Dipsacacées d'aujourd'hui, les Valérianacées actuelles (2). Cette intime union a été admise par Adanson en 1763 et par A.-L. de Jussieu en 1789. Plus tard, les ressemblances ont paru de nouveau moins grandes à A.-P. de Candolle, qui, en 1805, a séparé les Valérianacées comme famille distincte, classée à côté des Dipsacacées, opinion adoptée par tous les botanistes qui ont suivi, jusqu'à ces tout derniers temps. Récemment, en effet, en 1902, M. Hoeck (3), ramené à la manière de voir de Vaillant, mais en sens inverse, a jugé les ressemblances des deux groupes assez grandes pour exiger leur réunion en une seule famille et il a incorporé, non plus comme on faisait autrefois, les Valérianacées aux Dipsacacées, mais les Dipsacacées aux Valérianacées, ce qui peut-être revient au même pour le fond, mais est pour la forme contraire à la loi de priorité.

Les remarques que j'ai pu faire sur la conformation et la structure de l'inflorescence, de la fleur, du fruit et de la graine des Dipsacacées m'ont montré que les différences qui les séparent des Valérianacées sont beaucoup plus grandes qu'on ne croit et de telle nature que non seulement elles interdisent la réunion de ces deux familles, récemment proposée, mais encore conduisent à les séparer dans la Classification beaucoup plus qu'il n'a été fait jusqu'à présent.

Avant d'entrer dans le détail des observations, il est nécessaire de préciser tout d'abord les limites qu'il convient d'attribuer aujourd'hui à la famille.

(1) Tournefort, *Éléments de Botanique*, p. 368 et p. 107, 1694.

(2) Vaillant, *Classe des Dipsacées* (Histoire de l'Acad. royale des Sciences, 1722, p. 172). — Cette classe était d'ailleurs très vaste et très hétérogène, puisque, à côté des deux familles précédentes, elle renfermait, dans ses trois autres sections, des Nyctagacées, des Oléacées, des Caprifoliacées, des Myrtacées, des Loranthacées, etc.

(3) Hoeck, *Verwandschaftsbeziehungen der Valerianaceen und Dipsacaceen* (Bot. Jahrb. f. Syst., XXXI, p. 405, 1902).

I. — DÉLIMITATION DE LA FAMILLE.

Compris par A.-P. de Candolle en 1830 dans la famille des Valérianacées (1), rattaché encore à cette famille comme genre anormal par Endlicher en 1840 (2), le genre *Triplostegia* de Wallich en a été retiré plus tard et incorporé à la famille des Dipsacacées, d'abord par Bentham et Hooker en 1873 (3), puis par Baillon en 1880 (4), et encore par M. Hoeck en 1891 (5). Plus récemment, en 1902, M. Hoeck a renoncé à cette manière de voir, reconnue inexacte, et, d'accord sur ce point avec MM. Engler et Graebner, a réintégré ce genre dans les Valérianacées, à côté du genre *Hoeckia* établi dans cette famille en 1901 par ces deux botanistes (6). C'est même ce transfert, simple restitution pourtant, qui lui a paru devoir entraîner à sa suite, comme il vient d'être dit, l'incorporation aux Valérianacées de toutes les Dipsacacées.

Exclusion faite du *Triplostegia*, la famille des Dipsacacées se retrouve donc aujourd'hui dans l'état où, d'après la monographie de Coulter en 1824 (7), A.-P. de Candolle l'a constituée en 1830 (8), c'est-à-dire composée de deux tribus, les Scabiosées, où les fleurs sont en capitules terminaux, et les Morinées, où elles sont en cymes bipares contractées axillaires. La seconde ne renferme que le seul genre *Morina* de Tournefort, déjà classé dans les Dipsacacées par Vaillant, en 1722, sous le nom de *Diottotheca* (9). Mais l'étude de ce genre m'a montré qu'il diffère des Scabiosées non seulement par l'inflorescence, mais encore par un tel ensemble d'autres caractères plus importants, qu'il devient impossible de le comprendre désormais avec elles dans une même famille. Ces différences ne pouvant

(1) A.-P. de Candolle, *Prodromus*, IV, p. 642, 1830.

(2) Endlicher, *Genera*, p. 352, 1836-1840.

(3) Bentham et Hooker, *Genera*, II, p. 158, 1873.

(4) Baillon, *Histoire des plantes*, VII, p. 523 et p. 532, 1880.

(5) Hoeck dans Engler et Prantl : *Nat. Pflanzenfam.*, IV, 4, p. 187, 1891.

(6) Hoeck, *loc. cit.*, p. 408, 1902.

(7) Coulter, *Mémoire sur les Dipsacées* (Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, II, 2^e partie, p. 33, 1824).

(8) *Prodromus*, IV, p. 643, 1830.

(9) *Loc. cit.*, p. 184.

être bien comprises qu'après l'exposé complet des caractères propres aux Scabiosées, on en remet l'étude à la fin de ce travail, se bornant ici à en constater l'existence et à en tirer la conclusion, qui est d'exclure les *Morina* de la famille des Dipsacacées.

Après cette seconde exclusion, la famille des Dipsacacées, telle qu'on la comprend ici, se trouve donc réduite aux Scabiosées de A.-P. de Candolle, c'est-à-dire aux cinq genres *Dipsacus* Tournefort, *Cephalaria* Schrader, *Knautia* Linné, *Pterocephalus* Vaillant et *Scabiosa* Tournefort, déjà admis par Coulter en 1824, avec les modifications et les additions que les recherches ultérieures, et en dernier lieu les miennes propres, conduisent à y apporter, comme il sera dit plus loin.

Dans la famille très homogène ainsi limitée, laissant de côté tout le corps végétatif, nous examinerons successivement la conformation et la structure de l'inflorescence, de la fleur, du fruit et de la graine.

II. — INFLORESCENCE.

L'inflorescence est toujours un capitule terminant la tige et ses rameaux opposés, composé de capitellules uniflores et différencié d'ordinaire en deux parties. A la base, son axe produit d'abord un plus ou moins grand nombre de bractées grandes, vertes et foliacées, formant un involucre. Puis, il se prolonge plus ou moins haut en un réceptacle plus ou moins long, portant d'ordinaire un grand nombre de bractées plus petites, incolores et écailleuses. A l'aisselle de chacune des bractées de l'involucre (1) et de chacune des bractées du réceptacle, naît un ramuscule, qui produit d'abord un certain nombre

(1) C'est à tort que Eichler a regardé l'involucre comme formé de bractées stériles, n'ayant que rarement une fleur à leur aisselle (*Blüthendiagramme*, I, p. 278, 1875), assertion répétée depuis par d'autres botanistes et reproduite encore tout récemment par M. Szabó, à propos du genre *Knautia* (*Monographie der Gattung Knautia*, Bot. Jahrbücher für Syst., XXXVI, p. 395, 1905). — J'ai même observé à deux reprises, dans le *Succisa pratensis*, un capitule où les deux premières bractées de l'involucre, diamétralement opposées, avaient produit chacune à son aisselle un rameau de deux à trois centimètres de longueur, terminé par un nouveau capitule normalement constitué : en un mot, un capitule prolifère.

de bractées stériles formant un involucre, puis se termine par une fleur unique, le tout constituant un capitellule.

L'épanouissement des capitellules s'opère souvent suivant la règle ordinaire, c'est-à-dire de bas en haut ou de dehors en dedans; mais il offre ici, dans quelques genres, une anomalie remarquable et bien connue, qui se manifeste sous deux aspects différents. Tantôt il commence sur un anneau médian et progresse ensuite vers le bas dans la moitié inférieure, vers le haut dans la moitié supérieure (*Dipsacus*). Tantôt et plus souvent il commence en même temps à la base et au milieu, progressant ensuite vers le haut dans les deux moitiés (*Cephalaria*, *Succisa*, *Sucisella*, *Scabiosa*, *Spongostemma*, etc.) (1).

1. *Involucre*. — Parmi les nombreuses modifications que subit l'involucre dans cette famille, bornons-nous ici à rappeler les plus importantes, celles qui permettent d'y caractériser aussitôt plusieurs genres ou groupes de genres.

Presque toujours les bractées en sont libres, l'involucre est dialyphylle. Pourtant, elles sont concrescentes jusque vers le milieu de leur longueur, l'involucre est gamophylle et urcéolé, dans le *Scabiosa urceolata* de Desfontaines (1800), qui est le *Scabiosa rutifolia* de Vahl (1790), devenu par là, en 1820, le type du genre *Pycnocomon* de Hoffmannsegg et Link (2). C'est donc aujourd'hui le *P. rutifolium* (Vahl) Hoffm. et Link.

Libres, elles sont d'ordinaire plus ou moins nombreuses et étalées en plateau. Mais parfois aussi elles sont en petit nombre et dressées en cylindre, de manière que le capitule ressemble alors à une fleur simple de *Lychnis*, par exemple, disposition remarquable, déjà bien connue de Boerhaave en 1720 et de Vaillant, qui l'a décrite et figurée en 1722 dans son *Scabiosa orientalis Caryophylli flore* (3), espèce devenue par là pour Linné, en 1737 (4), le type de son genre *Knautia*, tel qu'on le

(1) Ces deux modes anormaux peuvent coexister dans le même genre. Ainsi, dans le *Dipsacus ferox*, l'épanouissement des fleurs commence par deux anneaux, l'un à la base, l'autre vers le milieu.

(2) Hoffmannsegg et Link, *Flore portugaise*, II, p. 93 et p. 94, pl. 88, 1820.

(3) *Loc. cit.*, p. 177 et pl. I, fig. 4, 1722.

(4) Linné, *Genera plantarum*, id. I, p. 23, 1737.

conserve ici (1). Ajoutons que, dans cette plante, les bractées de l'involucre, tout aussi bien que la tige et les feuilles, portent, outre leurs poils incolores ordinaires, les uns longs, pointus et unicellulaires, les autres courts, capités et pluricellulaires, une autre sorte de poils courts, capités et pluricellulaires qui sécrètent dans les cellules de leur tête une substance violet très foncé. Ces poils sécréteurs à tête noire sont caractéristiques du genre.

Libres et étalées, les bractées inférieures du capitule sont d'ordinaire très différentes de celles du réceptacle, grandes, vertes et foliacées. Pourtant elles sont quelquefois pareilles à celles du réceptacle, petites, incolores et écailleuses comme elles. Autant dire alors qu'il n'y a pas réellement d'involucre, surtout si les plus inférieures de ces bractées écailleuses sont fertiles comme les autres; c'est seulement lorsque ces premières bractées sont stériles que, pour marquer cette légère différence, on peut y voir un semblant d'involucre. Il en est ainsi, comme Vaillant l'a remarqué dès 1722, dans un groupe d'espèces qu'il a rangées à tort dans le genre *Succisa* de Bauhin (2), que Schrader a réunies en 1814 dans son genre *Cephalaria* (3), et que Lagasca, de son côté, a classées en 1816 dans son genre *Lepicephalus* (4). Ainsi défini par la conformation de l'involucre, ce groupe d'espèces doit être aujourd'hui subdivisé en trois genres distincts (*Cephalaria*, *Lepicephalus* et *Phalacrocarpus*), comme on le verra plus loin en étudiant l'involucelle.

Libres, étalées et foliacées, les bractées de l'involucre sont parfois hérissées d'émergences épineuses; c'est ce qui caractérise le genre *Dipsacus* de Bauhin et de Tournefort. Les plus externes portent chacune à sa base une bosse descendante, en forme de talon, dans le genre *Succisa* de Bauhin et de Vaillant. Dépourvues de piquants et de talons, elles sont disposées sur un seul rang, l'involucre est unisérié, dans certains genres (*Scabiosa*, *Astero-*

(1) C'est-à-dire correspondant à la section *Lychnoides* du genre *Knautia* de A.-P. de Candolle (*Prodrômus*, IV, p. 650, 1830), section élevée au rang de sous-genre sous le nom de *Lychnoidea* par M. Rouy en 1903 et par M. Szabó en 1905. C'est le *Lychni-scabiosa* de Boerhaave en 1720.

(2) *Loc. cit.*, p. 174.

(3) Schrader, *Cat. sem. hort. Götting.*, 1814.

(4) Lagasca, *Genera et species plantarum*, p. 7, 1816.

cephalus, *Spongostemma*, etc.), sur plusieurs rangs, l'involucre est plurisérié, dans d'autres genres (*Knautia*, *Trichera*, *Tricheranthes*, etc.). Mais cette différence est déjà moins importante que les précédentes.

En résumé, on voit que les modifications de l'involucre peuvent à elles seules servir à délimiter d'une part quatre genres, d'autre part trois groupes de genres.

2. *Réceptacle*. — Le réceptacle s'allonge plus ou moins au-dessus de l'involucre et produit sur toute sa surface, au-dessus de ceux de l'involucre, un plus ou moins grand nombre d'autres capitellules. D'ordinaire chacun de ceux-ci a, au-dessous de lui, une bractée mère plus ou moins longue, mais plus courte que celles de l'involucre, à l'exception des *Cephalariae* de Schrader, comme il vient d'être dit. Pourtant, les bractées mères avortent complètement au-dessus de l'involucre dans les trois genres *Knautia* Linné, déjà défini par son involucre, *Tricheranthes* Schur (1894) (1) et *Trichera* Schrader (1814) (2), où elles laissent à leur place le réceptacle hérissé de longs poils. Il en est de même dans le *Knautia plumosa* de Linné, où le réceptacle demeure glabre entre les capitellules, et qui devient ici le type d'un genre nouveau, nommé *Coulterella* en mémoire de Coulter, le savant monographe de la famille.

3. *Involucelle*. — Axillaires à la fois des bractées de l'involucre et de celles qui couvrent le réceptacle au-dessus d'elles, bractées qui avortent dans les quatre genres que l'on vient de citer, les capitellules sont toujours uniflores (3). Presque toujours aussi, ils sont sessiles. C'est seulement, semble-t-il, dans les quatre genres *Knautia*, *Tricheranthes*, *Trichera* et *Coulterella*, que chacun d'eux est porté par un court pédicelle, renflé en un petit tubercule blanc, ce qui donne à ce groupe de genres un second caractère commun ; sans qu'on puisse toute-

(1) Correspondant à la section *Tricheroides* du genre *Knautia* de A.-P. de Candolle, ramené à l'état de sous-genre par M. Szabó en 1903.

(2) Correspondant à la section *Trichera* du genre *Knautia* de A.-P. de Candolle, considérée comme un sous-genre par M. Rouy en 1903 et par M. Szabó en 1903.

(3) On citera plus loin un cas anormal de capitellule biflore.

fois le rattacher au premier, c'est-à-dire à l'avortement des bractées mères du réceptacle, puisque les capitellules axillaires des bractées de l'involucre sont pédicellés comme les autres.

L'unique fleur du capitellule est toujours entourée par un involucelle gamophylle en forme de sac, étroitement appliqué sur elle dans sa région inférieure, mais entièrement libre (1), qui persiste autour du fruit, avec lequel il se sépare à la maturité. Ne se retrouvant tel quel dans aucune autre famille, cet involucelle constitue, comme on sait, l'un des traits les plus caractéristiques des Dipsacacées. Il subit d'ailleurs dans ce groupe toute une série de modifications dont l'intérêt et l'importance n'ont pas échappé aux botanistes, depuis Tournefort en 1694 et Vaillant en 1722, surtout depuis Coulter en 1824, mais dont on ne paraît pas avoir jusqu'à présent tiré suffisamment parti pour la définition des genres (2). A ce point de vue, je crois donc qu'il y a lieu de les analyser avec quelque détail, d'après mes observations personnelles.

Tout d'abord, le tube de l'involucelle offre, suivant les genres, deux conformations différentes. Quelquefois, il a quatre côtes plus ou moins saillantes, deux antéro-postérieures et deux latérales, correspondant aux quatre méristèles qu'il reçoit du pédicelle à sa base et qui s'y élèvent parallèlement sans se diviser : il est quadrinerve. Le plus souvent, il a huit côtes plus ou moins saillantes, deux antéro-postérieures, deux latérales et quatre diagonales alternes, correspondant aux huit méristèles qu'il reçoit du pédicelle à sa base et qui s'y élèvent aussi parallèlement sans se diviser : il est octonerve. Dans l'un et l'autre cas, parvenues près du bord supérieur, les quatre ou les huit côtes s'unissent par une anastomose transverse en forme d'arcade et, sous les quatre ou huit arcades, la surface se creuse en autant de petites fossettes.

Quand l'involucelle est quadrinerve, les deux côtes antéro-postérieures sont marquées tout du long, tandis que les deux

(1) Dans le *Trichera arvensis*, j'ai vu l'involucelle conerescent avec la fleur dans son tiers inférieur.

(2) « Cet organe, dit Coulter, ne donne que peu de caractères génériques, à moins qu'on n'établisse comme genres les sections de *Scabiosa* » (*loc. cit.*, p. 20). C'est précisément ce que l'on sera conduit à faire dans la suite de ce travail.

latérales ne le sont que dans le tiers supérieur, et le tube est aplati latéralement. Aux quatre fossettes de la face externe correspondent sur la face interne quatre petites bosses creuses, accolées et unies latéralement en un anneau. Cet anneau s'avance vers l'intérieur jusqu'à rencontrer la région très annuée de la fleur qui sépare l'ovaire du calice, puis se relève en tube autour de ce pédicule. Le tube de l'involucelle se trouve ainsi fermé en haut, au niveau des arcades, par un diaphragme formé de quatre pièces creuses, à étroit orifice tubulé, traversé par la fleur, et dont l'origine n'est pas sans rappeler les éperons internes du tube de la corolle de la plupart des Boragacées.

Quant à l'extrême bord, au-dessus des arcades, il se termine de trois manières différentes. Dans le genre *Knautia*, les quatre côtes se prolongent quelque peu en autant de courtes et larges dents, subdivisées elles-mêmes en denticules, au nombre de cinq pour les antéro-postérieures et de trois pour les latérales, formant en tout seize denticules. Dans le genre *Trichoranthus*, il n'y a que deux dents, terminant les côtes antéro-postérieures; elles sont larges et divisées chacune dès la base en cinq ou sept denticules pointues côte à côte, la médiane plus longue, les autres de plus en plus courtes à partir de la médiane. Dans le genre *Trichemum*, il n'y a plus de dents du tout; le bord y est entier ou seulement ondulé au-dessus des arcades, avec quelques petits points saillants, indices des denticules avortées.

Ces trois genres sont les seuls à involucelle quadrinerve. Le premier était déjà défini par l'involucre, comme il a été dit plus haut. Les deux autres, plus voisins, le sont maintenant à leur tour par l'involucelle.

Quand l'involucelle est octonerve, ce qui est de beaucoup le cas le plus fréquent, son bord affecte, au-dessus des huit arcades, trois dispositions différentes.

Tantôt il cesse brusquement tout autour, demeure entier et se termine par une ligne ondulée en correspondance avec les huit arcades. Il en est ainsi dans le genre *Dipsacus*, déjà défini par l'involucre, où le tube de l'involucelle a dans toute sa longueur huit côtes étroites, séparées par de larges et profonds sillons, creusés davantage, en fossettes, sous les arcades. A ces

huit fossettes correspondent, sur la face interne, autant de petites bosses creuses, accolées et unies latéralement en un anneau transversal. En se dirigeant vers le centre, cet anneau s'applique contre la région très amincie de la fleur, qui sépare l'ovaire du calice et se relève autour de ce pédicule, en forme de tube terminé par huit petites pointes. L'involucelle est donc fermé par un diaphragme à orifice tubulé, comme lorsqu'il est quadrinerve ; mais ici le diaphragme est composé de huit pièces creuses, de huit éperons internes et non de quatre.

Le même tube à huit côtes égales, séparées tout du long par huit sillons, avec le même bord entier et ondulé, se retrouve dans le genre nouveau *Coulterella*, qui a pour type, on l'a vu, le *Knautia plumosa* de Linné. Mais ici il n'y a, sous les arcades, ni fossettes externes, ni éperons internes formant diaphragme et le tube de l'involucelle reste largement ouvert, ce qui tient à ce que la fleur s'y rétrécit à peine entre l'ovaire et le calice. Ce genre se trouve ainsi nettement séparé des trois genres à involucelle quadrinerve, avec lesquels il a en commun, comme on l'a vu plus haut, l'absence de bractées mères sur le réceptacle et la présence d'un pédicelle au capitellule.

Tantôt le bord de l'involucelle cesse bien tout de suite dans les intervalles des côtes, mais se prolonge au sommet des côtes en formant autant de dents plus ou moins longues : au lieu d'être entier, il est denté. Il en est ainsi dans le genre *Cephalaria*, tel qu'on le restreint ici, où le tube de l'involucelle a tout du long huit larges côtes plates, séparées par huit fentes étroites, qui semblent le partager en huit panneaux ou valves. Les quatre côtes antéro-postérieures et latérales sont plus saillantes et plus larges ; les quatre alternes plus plates et plus étroites. Au sommet, ces huit côtes se prolongent en dents plus ou moins longues, tantôt toutes les huit courtes et presque égales (*C. tatarica*, *alpina*, etc.) ; tantôt les quatre antéro-postérieures et latérales beaucoup plus longues que les quatre alternes (*C. transylvanica*, *syriaca*, etc.), ce qui permet de grouper les espèces en deux sections. Au bord, entre les bases saillantes des huit dents, les étroites fentes s'élargissent et se creusent quelque peu, mais sans former de fossettes en dehors, ni d'éperons en dedans, sans produire de diaphragme, par con-

séquent, et le tube reste largement ouvert. Cela vient ici de ce que le bord rencontre tout de suite la région inférieure épaisse de la fleur. Dans ce genre, en effet, comme on le verra plus tard, la région ovarienne renflée de la fleur dépasse le bord de l'involucelle et ne s'étrangle que plus haut avant de porter le calice; il en résulte, après la chute du calice, un tronc de cône ovarien à huit côtes surmontant l'involucelle. Ainsi défini, notre genre *Cephalaria* renferme donc toutes les espèces de l'ancien genre *Cephalaria* de Schrader, tel qu'il est admis aujourd'hui, qui, outre l'absence d'involucre signalée plus haut, ont un involucelle à huit dents, surmonté d'un tronc de cône ovarien sans diaphragme tubulé.

D'après la conformation de l'involucre, on rattache, jusqu'à présent, au genre *Cephalaria* de Schrader une série d'espèces (*C. aristata*, *radiata*, *centauroides*, etc.), qui diffèrent pourtant de toutes les autres parce que le bord de l'involucelle y est tronqué tout autour, sans trace de dents. Aussi Boissier en a-t-il fait, en 1875, le type d'une section distincte, sous le nom de *Phalacrocarpus* (1). Il convient d'ériger ici cette section en un genre autonome sous le même nom, en classant ce genre *Phalacrocarpus* plus haut, à côté des *Dipsacus* et *Caultherella* qui ont, comme lui, le bord de l'involucelle dépourvu de dents.

Dans le genre *Galedragon*, établi par A. Gray, dès 1821, pour le *Dipsacus pilosus* de Linné (2), l'involucelle octonerve n'a que quatre côtes marquées tout du long, deux antéro-postérieures et deux latérales, ce qui le rend quadrangulaire; les quatre autres, alternes, sont marquées seulement en haut sous les arcades, où sont creusées huit petites fossettes. Au bord, les quatre premières côtes se prolongent seules en quatre courtes dents, séparées par de petites crénelures. Sur la face interne, les huit petites bosses correspondant aux fossettes ne forment aussi par leur réunion latérale qu'un anneau peu saillant, parce que, comme dans les *Cephalaria*, la région ovarienne renflée de la fleur dépasse le bord et forme, après la chute du calice, un tronc de cône à huit côtes surmontant l'involucelle. Ajoutons par avance que, pendant le développement de la fleur

(1) Boissier, *Flora orientalis*, III, p. 117, 1875.

(2) A. Gray, *A natural arrangement of british plants*, II, p. 475, 1821.

en fruit, le côté inférieur de l'involucelle s'allonge plus que le côté supérieur : il en résulte que son tube devient convexe en bas, concave en haut, et que le fruit ainsi arqué est rendu nettement zygomorphe ; on y reviendra plus loin. On voit donc que ce genre, qui ressemble aux *Dipsacus* par l'existence d'un involucre nettement différencié et aux *Cephalaria* par la forme sphérique du capitule, se rapproche davantage du second genre que du premier par son involucelle à bord denté, sans diaphragme tubulé et surmonté d'un cône ovarien, mais en diffère cependant par son involucelle à quatre côtes tout du long, terminé par quatre dents et par la zygomorphie de son fruit.

Dans le genre *Pterocephalus* de Vaillant, tel que l'a compris Lagasca en 1816 (1) et tel qu'on le limite ici, c'est-à-dire ayant pour type le *Scabiosa papposa* de Linné, le tube de l'involucelle est aussi marqué tout du long de huit côtes séparées par huit sillons. Mais ici le bord ne porte, en arrière, qu'une seule dent, très étroite, très longue et recourbée en avant, qui est une véritable arête, huit ou dix fois plus longue que le tube et velue comme lui ; ce qui rend zygomorphe l'involucelle et le capitellule tout entier (2). En outre, il se forme ici sous les arcades, en dehors huit fossettes profondes, en dedans huit éperons unis latéralement en un diaphragme tubulé, comme dans les *Dipsacus*. Par ces deux caractères et aussi par la présence de bractées mères sur le réceptacle au-dessus de l'involucre, le *Pt. papposus* diffère génériquement du *Pt. plumosus*, comme l'avaient reconnu d'ailleurs Linné et plus tard Lagasca, qui rangeaient ce dernier dans le genre *Knautia*. C'est donc à tort que, se fondant sur la ressemblance du calice, dont il sera question plus loin, Coulter et tous les botanistes qui ont suivi ont classé ces deux types côte à côte dans le même genre *Pterocephalus*. Aussi a-t-il fallu établir ici, pour le *Knautia plumosa* de Linné et de Lagasca, un genre nouveau sous le nom de *Coulterella*, comme il a été dit plus haut.

(1) *Loc. cit.*, p. 9, 1816.

(2) Coulter et A.-P. de Candolle attribuent à l'involucelle de cette plante une à trois arêtes. La fleur figurée par Coulter n'en a qu'une. Hoffmannsegg et Link, en 1820, n'en indiquent et n'en figurent également qu'une seule. Les différentes fleurs que j'ai pu examiner n'en avaient aussi qu'une seule.

En résumé, l'involucelle octonerve a son bord entier dans les trois genres *Dipsacus*, *Coulterella* et *Phalacrocarpus*, tandis qu'il a son bord diversement denté dans les trois genres *Cephalaria*, *Galedragon* et *Pterocephalus*.

Ailleurs, enfin, le bord de l'involucelle octonerve se prolonge tout autour au-dessus des arcades et forme une collerette membraneuse plus ou moins haute, dressée et cylindrique ou dilatée en entonnoir, dans laquelle s'élèvent parallèlement ou en divergeant un peu, sans se ramifier, un plus ou moins grand nombre de nervules. Huit d'entre elles prolongent directement les huit côtes du tube ; les autres partent en nombre variable des arcades qui les unissent. Si chaque arcade en émet, par exemple, cinq, quatre, trois ou deux, la collerette en comptera respectivement 48, 40, 32 ou 24. Ce nombre varie avec les genres et les espèces ; mais, dans une espèce donnée, il est assez constant, à quelques unités près en plus ou en moins, pour pouvoir entrer dans sa définition. Rarement partagé par quatre échancrures en quatre lobes, deux antéro-postérieurs et deux latéraux, le bord de la collerette est presque toujours entier, marqué seulement d'autant de denticules qu'elle a de nervules.

Remarquée et figurée dès 1694 par Tournefort, dans les *Scabiosa* de sa seconde sorte, comme une « capsule en entonnoir, semblable ordinairement à de la gaze plissée » (1), signalée aussi en 1722 par Vaillant, dans son genre *Asterocephalus*, comme « une trémie de gaze rayée » ou comme « un pavillon d'entonnoir » (2), cette collerette a été étudiée et décrite par Coulter en 1824 sous le nom de couronne (*corona*) (3), adopté depuis par tous les descripteurs, mais qui ne peut guère lui être conservé, puisqu'il a déjà, comme on sait, une tout autre signification en morphologie florale.

Ainsi prolongé en collerette, le tube de l'involucelle offre plusieurs conformations différentes, qui suffisent, dans cette disposition nouvelle, à caractériser tout autant de genres distincts.

(1) Tournefort, *Éléments de Botanique*, I, p. 369, pl. 264, 1694.

(2) *Loc. cit.*, p. 178, 1722.

(3) *Loc. cit.*, p. 22, 1824.

Schrader a classé dans son genre *Cephalaria* le *Scabiosa leucantha* de Linné, espèce qui ressemble bien aux autres *Cephalaria* par la conformation de l'involucre et aussi parce que l'involucelle y est dépourvu de diaphragme et surmonté d'un tronc de cône ovarien, mais qui en diffère par plusieurs caractères, notamment par la présence d'une collerette. C'est ici, semble-t-il, le début, la première apparition de cet organe. La collerette y est, en effet, très courte, dressée et appliquée étroitement contre le flanc de l'épais calice, dont elle n'atteint pas le bord supérieur. Son bord est divisé par quatre échancrures en autant de lobes, deux antéro-postérieurs et deux latéraux, ayant chacun cinq à sept nervules et terminé chacun par autant de petites dents. Cette différence, à laquelle s'en ajoutent d'autres, notamment dans la conformation du calice, comme on le verra plus loin, conduit à faire de cette espèce le type d'un genre distinct. Pour le désigner, on reprendra le nom de *Lepicephalus*, donné par Lagasca en 1816 à l'ensemble du groupe, comme il a été dit plus haut, et qui a dû passer aux synonymes comme postérieur à celui de Schrader. L'espèce sera donc désormais le *L. leucanthus* (L.) v. T. et une espèce voisine, également pourvue d'une collerette, le *Scabiosa rigida* de Linné, deviendra de même le *L. rigidus* (L.) v. T.

Considérons maintenant le genre *Succisa* de Bauhin et de Vaillant, tel qu'on le réduit ici, c'est-à-dire ayant pour type le *Scabiosa Succisa* de Linné, devenu le *Succisa pratensis* Moench. Le tube de l'involucelle y est velu et a tout du long huit côtes, séparées par huit sillons, qui se creusent davantage sous les arcades en devenant autant de petites fossettes. Son bord se prolonge tout autour en une courte collerette, bientôt divisée en quatre larges lobes ciliés, deux antéro-postérieurs et deux latéraux. Chacun de ces lobes reçoit ordinairement cinq nervules et son bord est marqué d'autant de petites dents; l'ensemble de la collerette a donc normalement vingt nervules et autant de denticules. Ici, comme dans les *Lepicephalus*, c'est, dans un genre très différent, le début, la première origine de la collerette, qui se caractérise beaucoup plus dans les genres suivants. Sur la face interne, les huit bosses creuses s'accolent en un anneau peu saillant, qui rejoint aussitôt le faible et court

étranglement entre l'ovaire et le calice, sans se relever en tube. Aussi est-il facile, en tirant sur le calice, d'extraire la fleur tout entière par le large orifice de l'involucelle. Il n'y a donc ici ni diaphragme tubulé, ni pédicule au calice, comme dans les *Dipsacus* et *Pterocephalus*, ni tronc de cône ovarien, comme dans les *Cephalaria*, *Galedragon* et *Lepicephalus* (1).

Vahl a classé dans le genre *Scabiosa*, sous le nom de *Sc. limonifolia*, une espèce remarquable, inconnue de Coulter et imparfaitement connue de A.-P. de Candolle, qui l'a laissée hors cadre (2). J'ai pu l'étudier vivante et reconnaître que par ses feuilles simples et entières, son involucre plurisériel, son involucelle velu et côtelé tout du long, à collerette dressée et quadrilobée, à court diaphragme annulaire, son calice à cinq arêtes et sa corolle à quatre lobes, elle se rattache au genre *Succisa*. Ce sera donc désormais le *S. limonifolia* (Vahl) v. T. C'est une espèce bien distincte du *S. pratensis*, notamment par sa tige ligneuse, par son involucre à bractées courtes et épaisses dont les externes sont stériles, par sa collerette plus haute où chaque lobe a cinq à sept nervules et porte autant de petites dents, par les arêtes de son calice, qui sont blanches et non noires, et par sa corolle lilas pâle et non violet foncé.

Dans le genre *Succisella*, créé par M. Beck en 1893 (3) pour le *Scabiosa inflexa* de Kluk en 1786, qui est le *Sc. australis* de Wulfen en 1805, l'involucelle ressemble à celui des *Succisa* par ses quatre larges lobes, concrescents à la base en une courte collerette, mais il est tout entier glabre et ses lobes ne sont pas denticulés. En outre, ce genre diffère du précédent par le calice, dont le bord, enfoncé et caché dans la courte collerette de l'involucelle, est entier tout autour, dépourvu des cinq arêtes qu'il possède normalement chez les *Succisa*, comme on le verra plus loin.

Dans le genre *Scabiosa* de Bauhin et de Tournefort, tel qu'on

(1) A deux reprises, j'ai observé, dans un capitule de *Succisa pratensis*, que les deux fleurs terminales, axillaires des deux dernières bractées mères du réceptacle et adossées l'une à l'autre, sont renfermées dans le même involucelle, formant ainsi un capitellule biflore. Cet involucelle biflore anormal avait six larges dents à sa collerette, trois pour chaque fleur, une inférieure et deux latérales.

(2) *Prodromus*, IV, p. 664, 1830.

(3) Beck, *Flora Nied. Oesterreichs*, II, p. 1145, 1893.

le limite ici, en prenant pour type le *Sc. columbaria* de Linné et en y rattachant le *Sc. ochroleuca* de Linné, le *Sc. suaveolens* de Desfontaines, le *Sc. trinifolia* de Frivald, etc. (1), le tube de l'involucelle est marqué tout du long de huit côtes également saillantes, séparées par autant de sillons profonds, creusés davantage en haut, sous les arcades, en autant de courtes fossettes. En dedans, vis-à-vis de ces fossettes, se forment huit bosses plates et creuses, huit éperons internes, qui s'accolent et s'unissent latéralement en un mince anneau. Cet anneau s'avance vers le centre jusqu'à toucher la région amincie de la fleur séparant l'ovaire du calice, puis se relève autour de ce pédicule en un tube à bord parfois recourbé en dehors. En un mot, le tube de l'involucelle se ferme ici par un diaphragme formé de huit pièces creuses, mince et tubulé, semblable à celui qu'on a observé plus haut dans l'involucelle octonerve des *Dipsacus* et *Pterocephalus*, ainsi que dans l'involucelle quadrinerve des *Knautia*, *Tricheranthes* et *Trichera*. Plus ou moins haute suivant les espèces, la collerette est dilatée ici en entonnoir et son bord sans échancrures porte autant de petites dents qu'elle a de nervules. Sensiblement constant dans la même espèce, le nombre des nervules et des denticules peut varier d'une espèce à l'autre; il y en a 16, par exemple, dans le *Sc. suaveolens*, 20 dans les *Sc. ochroleuca* et *trinifolia*, 24 dans le *Sc. columbaria*.

Le *Scabiosa agrestis* Walldts. et Kit. et le *Sc. achæta* Vis. et Panc. ressemblent aux espèces précédentes par l'involucelle, mais en diffèrent nettement par le calice, entièrement dépourvu des cinq arêtes qu'il possède dans les *Scabiosa*, comme on le verra plus loin. Elles doivent donc constituer tout à côté un genre distinct, que je nommerai *Scabiosella*, et qui est exactement au *Scabiosa* ce que le *Succisella* est au *Succisa*, comme il vient d'être dit.

Dans le genre *Asterocephalus* de Vaillant (1722), tel qu'on le limite ici en prenant pour type le *Scabiosa stellata* L. et en y rattachant les *Sc. graminifolia* L., *prolifera* L., *sicula* L., *isetensis*

(1) C'est-à-dire les espèces à corolle quinquélobée de la section *Succisa* du genre *Scabiosa* de A.-P. de Candolle.

L. caucasica Bieb., *vestina* Facch., etc. (1), le tube de l'involucelle se partage nettement en deux régions. L'inférieure, couverte de longs poils appliqués, a ses huit côtes plus ou moins saillantes séparées par des parties planes, sans sillons; la supérieure a ses huit côtes séparées, sous les arcades, par huit fossettes profondes et plus ou moins allongées. A ces longues et profondes fossettes correspondent, sur la face interne, autant de bosses creuses, autant d'éperons internes, de même forme, qui s'accolent et s'unissent latéralement en un épais diaphragme, enserrant au centre la région amincie de la fleur qui sépare l'ovaire du calice, puis remontant en tube le long de ce pédicule. Le diaphragme tubulé a donc ici une constitution un peu différente de celle qu'il offre chez les *Scabiosa*. Dilatée en entonnoir, la collerette est souvent très grande, avec un nombre de nervules et de denticules qui peut varier d'une espèce à l'autre; il y en a 24, par exemple, dans les *A. ukrainicus*, *siculus*, *caucasicus*, *isetensis*, etc., 32 dans l'*A. proliferus*, 40 dans l'*A. stellatus*.

L'involucelle offre la même constitution dans le *Scabiosa cretica* de Linné, mais avec deux différences. D'abord la très large collerette, pourvue de 24 nervules, y est beaucoup plus courte en arrière qu'en avant, ce qui la rend fortement zygomorphe; elle mesure, par exemple, 3 millimètres de haut en arrière et 7 millimètres de haut en avant. Ensuite, l'épais diaphragme creux ne s'y prolonge pas en tube, parce que le calice n'y est pas pédiculé. Il faut ajouter que la fleur est ici, à l'intérieur de l'involucelle, toute couverte de longs poils appliqués. Ces divers caractères différentiels conduisent à séparer cette espèce de tous les autres *Asterocephalus*, en la regardant comme le type d'un genre distinct, que je nommerai *Zygostemma*; ce sera donc désormais le *Z. creticum* (L.) v. T.

Dans le genre *Callistemma* de Boissier (2), qui a pour type le *Knautia palæstina* de Linné, le tube de l'involucelle a aussi la

(1) C'est-à-dire les espèces de la section *Asterocephalus* du genre *Scabiosa* de A.-P. de Candolle, à l'exception du *S. cretica*.

(2) Le *Kn. palæstina* de Linné a été regardé, dès 1823, par Mertens et Koch, comme le type d'une section dans le genre *Scabiosa*, sous le nom de *Callistemma* (*Deutschlands Flor*, I, p. 738, 1823). C'est cette section, ignorée ou négligée par Coulter et A.-P. de Candolle, que Boissier, en 1875, a érigée sous le même nom en un genre autonome, admis plus tard, en 1891, par M. Hoeck (*Flora orientalis*, III, p. 146, 1875).

même conformation que dans les *Asterocephalus*, avec 40 nervules à la collerette ; mais ici le calice a dix arêtes plumeuses et non pas cinq arêtes glabres, comme dans les *Succisa*, *Scabiosa*, *Asterocephalus* et *Zygostemma* : c'est donc le *C. palæstinum* (L.) Boissier (1). Par son calice à arêtes plumeuses en nombre supérieur à cinq, cette plante ressemble aux *Pterocephalus* et aux *Coulterella*, déjà séparés génériquement l'un de l'autre plus haut. Aussi Coulter et A.-P. de Candolle l'ont-ils, d'après ce caractère commun, classée à côté de ces deux types dans leur genre *Pterocephalus* (2). Ce genre se trouve donc aujourd'hui subdivisé en trois : *Pterocephalus* (type *P. papposus*), *Coulterella* (type *C. plumosa*) et *Callistemma* (type *C. palæstinum*). C'est certainement un *Callistemma* que Vaillant a désigné et figuré sous le nom de *Pterocephalus annuus latifolius* (3). Coulter et A.-P. de Candolle ont donc fait erreur en identifiant cette plante de Vaillant avec le *Scabiosa papposa* de Linné dans leur *Pt. papposus* (4).

Enfin, c'est dans le genre *Spongostemma*, qui a pour types les *Scabiosa atro-purpurea* et *maritima* de Linné, ainsi que le *Sc. daucoïdes* de Desfontaines (5), que l'involucelle atteint son plus haut degré de complication. Le tube y offre bien encore deux parties distinctes, dont l'inférieure, étroitement appliquée sur la région ovarienne renflée de la fleur, ressemble à ce qu'elle est chez les *Asterocephalus*, *Zygostemma* et *Callistemma*, mais dont la supérieure est bien différente. Elle se dilate en forme d'entonnoir, en s'écartant progressivement de l'axe, qui est occupé par la région amincie de la fleur séparant l'ovaire du calice. Dans cet entonnoir se prolongent en divergeant les huit côtes de la région inférieure, qui, parvenues au bord, s'y unissent transversalement en arcades. Entre ces huit côtes, l'entonnoir offre huit taches allongées, translucides, légèrement

(1) Contrairement à la loi de priorité, Boissier a nommé cette plante *C. brachiatum*, adoptant ainsi le nom spécifique *Scabiosa brachiata* que lui a donné Sibthorp en 1803 (*Flora græca*, II, p. 9, pl. 109), au lieu du nom spécifique linnéen qui s'impose.

(2) Coulter, *loc. cit.*, p. 43, et *Prodromus*, IV, p. 652.

(3) *Loc. cit.*, p. 183 et pl. I, fig. 23-24, 1722.

(4) Coulter, *loc. cit.*, p. 44, et *Prodromus*, IV, p. 652.

(5) C'est-à-dire les espèces formant la section *Vidua* du genre *Scabiosa* de A.-P. de Candolle.

enfoncées en dehors, mais nullement saillantes en dedans. Ces huit petites fenêtres ovales correspondent évidemment aux huit éperons qui, chez les *Asterocephalus*, composent le diaphragme creux et tubulé, ici totalement absent.

Par compensation, il se fait ici un autre diaphragme, conformedifféremment et situé plus bas. A cet effet, au niveau où le tube de l'involucelle se sépare de la fleur, c'est-à-dire à la base de l'entonnoir au-dessous des fenêtres, la surface interne proémine en forme d'anneau, qui remonte aussitôt en s'appliquant d'abord sur l'extrémité de la région ovarienne, puis sur la base du pédicule du calice, qu'il enveloppe d'une gaine conique blanche. Cette gaine a huit côtes, correspondant aux huit côtes du tube et de l'entonnoir, et son bord se termine par huit petites dents. Le diaphragme tubuleux ainsi constitué, qui est plat et plein, a donc une origine et une constitution très différentes à la fois de celui des *Scabiosa* et de celui des *Asterocephalus*.

Le bord de l'entonnoir, au-dessus des huit arcades, se prolonge en une collerette très courte, dressée, avec des nervules très courtes et de très petites dents, correspondant une à chaque côte et deux à chaque arcade, ce qui fait vingt-quatre en tout. Dans chaque intervalle de deux nervules, il se fait en dehors une petite fossette, en dedans une petite bosse creuse, un petit éperon interne, qui se développe horizontalement vers l'intérieur. En s'accolant latéralement sans se souder, ces vingt-quatre petites pochettes blanches forment ensemble une bordure, un anneau transversal plus ou moins saillant, qui est le début d'un diaphragme creux. Ce diaphragme supérieur est donc constitué comme celui qu'on a rencontré si souvent dans les genres précédents, mais avec deux différences. C'est d'abord qu'il naît de la collerette, à sa base au-dessus des arcades, et non du tube, à son sommet au-dessous des arcades. C'est ensuite, conséquence nécessaire, qu'il compte autant d'éperons que la collerette a de nervules, et non pas seulement huit éperons si l'involucelle est octonerve, ou quatre s'il est quadrinerve.

En somme, si le diaphragme ordinaire issu du sommet du tube fait ici défaut, il est remplacé par deux autres diaphragmes, l'un plus bas, complet et engainant, dans le tube, l'autre plus haut, incomplet et largement ouvert, dans la collerette.

Bien qu'encore incomplètement analysée par eux, la structure si compliquée de l'involucelle dans ce groupe d'espèces n'a pas échappé aux anciens botanistes. C'est sur elle que s'est fondé Coulter en 1824 pour en faire, dans le genre *Scabiosa*, une section distincte, sous le nom de *Vidua* (1). C'est sur elle aussi que s'est basé Reichenbach en 1826 pour en faire, d'abord dans le genre *Scabiosa*, plus tard dans le genre *Asterocephalus*, un sous-genre distinct, sous le nom de *Spongostemma* (2), tiré de la bordure spongieuse de l'entonnoir de l'involucelle.

Il est nécessaire aujourd'hui, si l'on veut donner à la structure compliquée de l'involucelle toute sa valeur, d'ériger ce groupe d'espèces en un genre autonome. Pour le désigner, le nom de section *Vidua*, donné par Coulter et qui est le plus ancien, n'étant guère applicable, on adoptera le nom de sous-genre *Spongostemma*, donné par Reichenbach. Les trois espèces citées plus haut seront donc désormais le *Sp. atropurpureum* (L.) v. T., le *Sp. maritimum* (L.) v. T. et le *Sp. daucoides* (Desf.) v. T. Il faut en ajouter plusieurs autres, notamment les *Scabiosa acutiflora* et *Saviniana* de Reichenbach (1826), qui deviennent le *Sp. acutiflorum* (Reich.) v. T. et le *Sp. Savinianum* (Reich.) v. T., etc.

Déjà défini par son involucre gamophylle, comme on l'a vu plus haut (p. 152), le genre *Pycnocomon* a son involucelle conformé essentiellement comme celui des *Spongostemma*. Même entonnoir à huit fenêtres, même diaphragme inférieur, mince, plein et tubulé, même très courte collerette, munie en dedans d'un anneau de vingt petites pochettes. Mais ici la région inférieure appliquée du tube a ses quatre côtes antéro-postérieures et latérales plus saillantes, ce qui la rend quadrangulaire et cette forme prismatique se prolonge dans l'entonnoir, qui a quatre faces portant chacune côte à côte deux petites

(1) *Loc. cit.*, p. 49. — Le nom vulgaire du *Sc. atropurpurea*, cultivé dans les jardins, est, comme on sait, *Fleur de veuve*. Coulter, et d'après lui A.-P. de Candolle, disent que la très courte collerette y est infléchie, « *corona minima inflexa* », ce qui n'est pas tout à fait exact. Mais il est encore bien moins exact d'identifier l'entonnoir de ces plantes avec la collerette des *Scabiosa*, en regardant les lobules infléchis comme une bordure surajoutée, ainsi que l'a fait Eichler en 1875 (*loc. cit.*, p. 280).

(2) Reichenbach, *Iconographia botanica*, IV, p. 24, 1826; *Iconographia botanica exotica*, p. 38, 1827; *Icones floræ germanicæ*, XII, p. 49, 1850.

fenêtres. Par suite, la courte collerette aussi est prolongée en quatre larges lobes, correspondant aux côtes principales, bordés chacun de cinq petites pochettes. Semblable aux *Spongostemma* par la différenciation profonde de l'involucelle, le *Pycnocomon* s'élève au-dessus d'eux par la gamophyllie de l'involucre, et, par cet ensemble de caractères, se place au sommet de la longue série que l'on vient de parcourir (1).

4. *Résumé des genres, définis par l'involucelle.* — La revue sommaire que l'on vient de tracer des différentes sortes de modifications que subit l'involucelle dans les divers genres de la famille des Dipsacacées, modifications qui servent à les définir, peut être résumée dans le tableau suivant :

Involucelle	oclonerve,	KNAUTIÉES.	quadrinerve, sans collerette. Bord {		uni.....	<i>Trichera.</i>
					denté. } Deux dents..	<i>Tricheranthes.</i>
						Quatre dents. <i>Knautia.</i>
		DIPSACÉES.	sans collerette.	uni,	à diaphragme tubulé.....	<i>Dipsacus.</i>
					à cone ovarien.....	<i>Phalacrocarpus.</i>
			Bord	denté.	sans diaphragme ni cone....	<i>Coulterella.</i>
					Une longue dent, à diaphragme.	<i>Pterocephalus.</i>
					Quatre dents, à cone ovarien..	<i>Galedragon.</i>
					Huit dents, à cone ovarien....	<i>Cephalaria.</i>
	SCABIOSÉES.	à collerette. Tube	silloné tout du long,	sans diaphragme,	à cone ovarien.....	<i>Lepicephalus.</i>
					sans cone { velu... <i>Succisa.</i>	
				à diaphragme tubulé. Calice	ovarien, { glabre. <i>Succisella.</i>	
					à cinq arêtes.....	<i>Scabiosa.</i>
			creusé en haut de fossettes.	Collerette	actinomorphe. { 5 arêtes. <i>Asterocephalus.</i>	
					Calice à { 10 — <i>Callistemma.</i>	
			à dilaté en haut en entonnoir fenestré.	Involucre.....	zygomorphe.....	<i>Zygostemma.</i>
					dialyphyll. <i>Spongostemma.</i>	
					gamophylle. <i>Pycnocomon.</i>	

Tels sont donc les dix-neuf genres qui composent actuelle-

(1) Bentham et Hooker, qui n'admettent le *Pycnocomon* que comme une section, la septième et dernière, de leur genre *Scabiosa* (*Genera*, II, p. 161, 1873), après y avoir signalé la gamophyllie de l'involucre, se bornent à ajouter : « *Cætera Asterocephali* ». Ceci est inexact, comme on vient de le voir; c'est « *cætera Viduæ* » qu'il aurait fallu écrire. En outre, ces auteurs attribuent à cette section deux espèces, parce qu'ils associent au *P. rutifolium* le *Scabiosa Camelorum* de Cosson et Durand. Or, l'examen des petits capitules de cette espèce m'a montré non seulement que les bractées de l'involucre y sont toutes libres depuis la base, mais encore que le tube de l'involucelle y a tout du long huit côtes séparées par huit sillons et se termine par une longue collerette cylindrique sans aucune bordure interne. C'est donc bien un véritable *Scabiosa* et le genre *Pycnocomon* demeure jusqu'à présent monotype.

ment pour nous la famille des Dipsacacées, réduite comme il a été dit plus haut. La définition en sera progressivement complétée dans la suite de ce travail, mais on voit que les modifications de l'involucelle suffisent déjà à les distinguer presque tous. Pour trois d'entre eux seulement, il a fallu y ajouter quelque autre caractère : rappeler la gamophyllie de l'involucre pour les *Pycnocomon* et considérer par avance le calice pour les *Scabiosella* et les *Callistenima*. Des seize autres, quatre (*Knautia*, *Dipsacus*, *Cephalaria* et *Succisa*) avaient déjà été distingués, chacun à sa manière, par l'involucre et deux autres en bloc (*Trichera* et *Tricheranthus*) par l'absence de bractées mères sur le réceptacle velu. L'involucelle n'a fait que confirmer les deux premiers et le quatrième, dédoubler le troisième et séparer les deux derniers.

On voit aussi que, d'après les trois modifications les plus importantes de l'involucelle, ces dix-neuf genres se trouvent groupés en trois tribus : les *Knautiées*, où l'involucelle est quadrinerve et sans collerette, avec trois genres seulement ; les *Dipsacées*, où il est octonerve et sans collerette, avec six genres ; les *Scabiosées*, où il est octonerve et à collerette, avec dix genres.

Sans insister ici sur cette question, historiquement très compliquée, bornons-nous à rappeler que le groupement des espèces en genres dans cette famille a subi, suivant les époques, de nombreux et profonds changements.

Dès 1623, Bauhin y distinguait trois genres (*Dipsacus*, *Scabiosa* et *Succisa*). En 1694, Tournefort n'en admettait que deux (*Dipsacus* et *Scabiosa*), tout en remarquant qu'il y a dans les *Scabiosa* deux groupes d'espèces bien distincts. En 1722, Vaillant y reconnaissait cinq genres (*Dipsacus*, *Succisa*, *Scabiosa*, *Asterocephalus* et *Pterocephalus*). En 1737, Linné n'en admettait que trois (*Dipsacus*, *Scabiosa* et *Knautia*). Coulter en 1824, et d'après lui A.-P. de Candolle en 1830, supprimant *Succisa* et *Asterocephalus*, mais rétablissant *Cephalaria* et *Knautia*, en admettaient de nouveau cinq (*Dipsacus*, *Cephalaria*, *Knautia*, *Pterocephalus* et *Scabiosa*), conservés par Endlicher en 1840. Les cinq genres de Vaillant ont été repris par Reichenbach, en 1850. Decaisne, en 1868, Bentham et Hooker, en 1873, ont réduit ces cinq genres à trois (*Dipsacus*, *Cephalaria* et *Scabiosa*).

biosa) et Baillon, en 1880, à deux seulement (*Dipsacus* et *Scabiosa*), tout comme au temps de Tournefort. Aucune bonne raison d'ailleurs ne saurait être alléguée pour s'arrêter là dans cette voie et pour ne pas réunir toutes les espèces de la famille dans un seul et même genre.

C'est la voie qui est mauvaise. Aussi M. Hoeck a-t-il fait sagement, en 1891, de commencer à réagir contre cette condensation exagérée des formes spécifiques et contre la confusion qui en résulte, en rétablissant d'abord les cinq genres de Coulter et de A.-P. de Candolle, et en y ajoutant les trois genres anciens : *Succisa*, *Callistemma* et *Pycnocomon* (1). Il faut aujourd'hui aller plus loin dans cette direction. Les huit genres de M. Hoeck étant tout d'abord adoptés, c'est en reprenant les cinq genres établis comme tels à diverses époques : *Asteroccephalus* de Vaillant (1722), *Trichera* de Schrader (1814), *Galedragon* de Gray (1821), *Succisella* de Beck (1893), *Tricheranthes* de Schur (1894), après les avoir toutefois plus complètement définis, c'est en érigeant en genres autonomes, d'une part le sous-genre *Spongostemma* de Reichenbach (1826), de l'autre la section *Phalacrocarpus* de Boissier (1875), c'est enfin en établissant quatre genres nouveaux, trois sous des noms nouveaux : *Coulterella*, *Scabiosella* et *Zygostemma*, le quatrième sous un nom ancien, *Lepicephalus* (Lagasca, 1816), qu'on est arrivé dans le présent travail à porter pour le moment à dix-neuf, comme on vient de le voir, le nombre des genres de la famille. C'est dans cette acception restreinte et précise que ces dix-neuf genres seront cités et étudiés dans la suite de ce travail.

Assurément, cette classification est loin d'être parfaite. Si la première de nos tribus y est nettement séparée des deux autres, sans aucun intermédiaire, celles-ci sont, au contraire, reliées par quelques transitions, et dans les deux sens. Ainsi, chez les Scabiosées, les *Lepicephalus* ressemblent aux *Cephalaria* par l'involucre, le tube de l'involucelle, la corolle à quatre lobes et le tronc de cone ovarien ; ce sont, pour ainsi dire, des Dipsacées à collerette. De même, chez les Dipsacées, les *Pteroccephalus* et *Coulterella* ressemblent aux *Scabiosa* par le tube de l'involucre, le calice aristé et la corolle à cinq lobes ; ce sont,

(1) Hoeck dans Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfam.*, IV, 4, p. 487, 1891.

pour ainsi dire, des Scabiosées sans collerette. Mais n'en est-il pas ainsi de tous nos essais de classification? Dans les plus petites choses comme dans les plus grandes, la nature échappe toujours par quelque côté aux efforts de l'homme pour l'embrasser tout entière.

5. *Nature morphologique de l'involucelle.* — L'involucelle gamophylle étant évidemment formé par des bractées sous-florales, il reste maintenant, comme conclusion de l'étude qu'on vient d'en faire, à savoir de combien de pareilles bractées concrescentes il est composé.

Quand il est quadrinerve, c'est-à-dire chez les Knautiées, il y en a évidemment quatre en croix, pourvues chacune d'une seule méristèle médiane, savoir deux latérales et deux antéro-postérieures. Quand il est octonerve, c'est-à-dire chez les Dipsacées et les Scabiosées, il en est de même, car il ne reçoit, ici aussi, du pédicelle sous-jacent que quatre méristèles en croix; seulement, ces quatre méristèles s'unissent transversalement en collier à la base et du collier partent ensuite les quatre méristèles alternes. Celles-ci sont donc les branches latérales des deux bractées voisines, confondues en une seule, comme il arrive souvent dans les calices gamosépales et dans les corolles gamopétales.

Cette manière de voir est en opposition avec l'opinion admise par Eichler en 1875 (1) et acceptée par M. Hoeck d'abord en 1882, puis encore en 1891 (2), d'après laquelle l'involucelle des Dipsacacées serait formé par la concrescence de deux bractées latérales seulement (3). Elle est, au contraire, d'accord avec les observations organogéniques de Buchenau et de Payer (4), et aussi avec l'opinion défendue en 1884 par M. Penzig (5) et en 1893 par M. Celakovsky (6).

(1) Eichler, *Blüthendiagramme*, I, p. 280 et p. 281, 1875.

(2) Hoeck dans Engler et Prantl, *Nat. Pflanzenfam.*, IV, 4, p. 186, 1891.

(3) Il est vrai que, dans un travail plus récent, publié en 1902, M. Hoeck, sans s'expliquer autrement sur ce changement d'avis, admet le plus souvent quatre bractées dans l'involucelle de ces plantes « Hochblätter (meist 4) zu einem einfachen Aussenkelch verwachsen » (*Bot. Jahrb. für Syst.*, XXXI, p. 408, 1902).

(4) Payer, *Traité d'organogénie de la fleur*, p. 629, 1857.

(5) Penzig, *Atti della Società die Naturalisti di Modena*, III, 1884.

(6) Celakovsky, *Ueber den Aussenkelch der Dipsacaceen* (*Bot. Jahrb. für Syst.*, XVII, p. 395 et p. 417, 1893). — C'est par erreur que M. Szabó a attribué,

Après l'involucelle, qui fait encore partie de l'inflorescence, il faut étudier maintenant la fleur unique qu'il renferme.

III. — FLEUR.

La fleur est hermaphrodite et se compose de quatre verticilles, calice, corolle, androcée et pistil, concrets dans toute leur région inférieure jusqu'à la base du calice, ce qui rend l'ovaire infère. La partie concescente de la fleur est souvent divisée en deux portions : l'inférieure, renflée, contenant l'unique ovule, qui correspond à l'ovaire proprement dit, est immédiatement revêtue par l'involucelle ; la supérieure, très grêle et vide, qui porte le calice à son sommet et lui forme un pédicule plus ou moins long, est enserrée par le diaphragme de l'involucelle et entourée par son tube remontant (*Dipsacus*, *Scabiosa*, *Asterocephalus*, etc.). Ailleurs cette partie concescente est tout d'une venue, renflée et ovulifère dans toute sa longueur, séparée du calice seulement par un court étranglement. Celui-ci est alors situé tantôt au niveau du bord de l'involucelle, qui est prolongé vers l'intérieur en un diaphragme sans tube (*Succisa*, etc.), tantôt notablement au-dessus du bord, qui est dépourvu de diaphragme, mais surmonté d'un tronc de cône ovarien après la chute du calice (*Cephalaria*, *Lepicephalus*, *Galedragon*). Ces différences ont dû être déjà signalées par avance, à propos des diverses modifications de l'involucelle qui leur correspondent.

Dans l'un et l'autre cas, c'est-à-dire qu'il y ait ou non un pédicule au calice, la série des coupes transversales de la région concescente de la fleur montre que la portion ovarienne renferme dans sa couche périphérique huit méristèles équidistantes, superposées aux huit méristèles de l'involucelle quand il est octonerve, et une neuvième méristèle, plus grosse et plus interne, superposée à la méristèle externe médiane postérieure ou située un peu de côté. Celle-ci appartient déjà en propre à l'unique carpelle, qui est antérieur ; elle en est la méristèle

en 1905, à Eichler en même temps qu'à Celakovsky, la tétramérie de l'involucelle, qu'il admet dans les trois sous-genres de son genre *Knautia* (*Bot. Jahrb. für Syst.*, XXXVI, p. 395, 1905).

suturale et ventrale, sur laquelle s'insère l'ovule au sommet de cette partie renflée. Au-dessus du point d'attache de l'ovule, c'est-à-dire dans le court étranglement, ou tout le long du pédicule du calice quand il en existe un, la fleur n'a plus que les huit méristèles externes.

Reprenons maintenant, pour l'étudier de plus près, chacune des quatre formations florales, à partir du calice.

1. *Calice*. — Le calice a ses sépales concrescents à la base en une courte cupule en forme de plateau, épaisse, charnue et verte, portée soit directement sur la région ovarienne dont elle n'est séparée que par un étranglement, soit au sommet d'un pédicule grêle et plus ou moins long surmontant cette région, comme il vient d'être dit; en un mot, il est gamosépale. Le bord du plateau est différemment conformé suivant les genres.

Circulaire et uni dans les *Succisella* (1) et *Scabiosella*, il est quadrangulaire et uni dans les *Dipsacus*, à angles superposés aux quatre côtes principales de l'involucelle. Les angles se relèvent en quatre courtes dents chez le *Galedragon*. Il y a vingt à vingt-quatre petites dents ciliées chez les *Knautia*, *Tricheranthes*, *Phalacrocarpus*, *Cephalaria* et *Lepicephalus*. Ailleurs, les dents se prolongent en autant d'arêtes plus ou moins longues. Il y a cinq arêtes dans la plupart des Scabiosées (*Succisa*, *Scabiosa*, *Asterocarpus*, *Pycnocomon*, *Zygostemma*, *Spongostemma*); il y en a huit dans les *Trichera*. Elles sont plumeuses et il y en a dix dans les *Callistemma*, douze dans les *Coulterella*, jusqu'à vingt-quatre dans les *Pterocephalus*. Les dix-neuf genres en reçoivent un complément de définition.

L'importance du rôle que, par ses diverses modifications, le calice est appelé à jouer dans la caractérisation des genres de cette famille a été bien comprise par Coulter dès 1824. « Le limbe du calice, dit-il, me paraît l'organe dont les modifications donnent les meilleurs caractères génériques » (2). Aussi peut-on essayer d'utiliser les deux plus importantes de ces modifications, suivant qu'il est tétramère ou pentamère, concour-

(1) Comme Coulter l'a remarqué, dès 1824, dans le *Scabiosa australis* Wulfen, qui est le *Sc. inflexa* de Kluk, type de ce petit genre (*loc. cit.*, p. 24).

(2) *Loc. cit.*, p. 24.

remment avec les deux principales variations de l'involucelle, suivant qu'il est quadrinerve ou octonerve, pour grouper les genres en trois tribus. Quand l'involucelle est quadrinerve, le calice est toujours tétramère; la tribu des Knautiées se conserve donc telle quelle. Quand l'involucelle est octonerve, avec un calice tétramère, ce sera la nouvelle tribu des Dipsacées, qui ne diffère de l'ancienne que par le gain du genre *Lepicephalus*; avec un calice pentamère, ce sera la nouvelle tribu des Scabiosées, qui ne diffère de l'ancienne que par la perte de ce même *Lepicephalus*.

Ce nouveau groupement est résumé dans le tableau suivant :

Involucelle... {	quadrinerve. Calice tétramère. KNAUTIÉES...	{ <i>Trichera.</i> <i>Tricheranthus.</i> <i>Knautia.</i>
	tétramère. DIPSACÉES...	{ <i>Dipsacus.</i> <i>Phalacrocarpus.</i> <i>Coulterella.</i> <i>Pterocephalus.</i> <i>Galedragon.</i> <i>Cephalaria.</i> <i>Lepicephalus.</i>
	octonerve. Calice {	{ <i>Succisa.</i> <i>Succisella</i> (1). <i>Scabiosa.</i> <i>Scabiosella</i> (1). pentamère. SCABIOSÉES. { <i>Asterocephalus.</i> <i>Callistemma.</i> <i>Zygostemma.</i> <i>Spongostemma.</i> <i>Pyenocomon.</i>

La presque coïncidence de ce second groupement avec le premier, basé uniquement sur l'involucelle (p. 168), montre qu'il y a une relation presque générale entre la conformation du calice et celle de l'involucelle, ce qui s'explique par la succession directe de ces deux verticilles. Quand l'involucelle est dépourvu de collerette, qu'il soit d'ailleurs quadrinerve ou octonerve, le calice a ses parties au nombre de quatre ou d'un multiple de quatre, en un mot est tétramère. Quand l'involucelle est muni

(1) Les *Succisella* et *Scabiosella* ayant un calice à bord entier, leur place ici resterait douteuse, n'était leur étroite parenté respective avec les *Succisa* et *Scabiosa*.

d'une collerette, le calice a ses parties au nombre de cinq ou d'un multiple de cinq, en un mot est pentamère. A cette règle, il n'y a qu'une seule exception : les *Lepicephalus* ont une collerette, avec un calice tétramère.

Dans le calice gamosépale ainsi diversement constitué, combien entre-t-il réellement de sépales concrescents à la base ? C'est la question qui reste maintenant à examiner.

Considérons d'abord le calice tétramère, tel qu'il existe chez toutes les Knautiées et chez toutes les Dipsacées de notre second groupement.

Quand le plateau a son bord quadrangulaire, uni ou denté, il paraît bien formé par quatre sépales. On pourrait les croire correspondant aux angles, deux antéro-postérieurs et deux latéraux, superposés par conséquent aux quatre bractées de l'involucelle ; mais en réalité ils correspondent aux côtés, sont situés diagonalement, en alternance, comme de règle, avec les bractées de l'involucelle. Le contour quadrangulaire est dû à la pression mutuelle des fleurs dans le jeune capitule. La chose est très nette dans les *Lepicephalus*, par exemple, où le disque vert du calice est découpé par quatre échancrures, deux antéro-postérieures et deux latérales, en quatre larges lobes diagonaux, bordés chacun de cinq ou six petites dents.

Lorsque le bord est circulaire et porte des arêtes au nombre de huit, douze ou vingt-quatre, il en est de même, mais chacun des quatre sépales s'est divisé en deux, trois ou six.

Dans l'un et l'autre cas, à la base du calice, les huit méristèles de la région concrescente de la fleur émettent chacune une branche. Ces branches pénètrent directement dans les dents ou arêtes, s'il y en a huit (*Trichera*) ; elles n'y entrent qu'après que quatre d'entre elles se sont bifurquées, s'il y en a douze (*Coulterella*), qu'après que quatre se sont bifurquées et les quatre autres trifurquées, s'il y en a vingt, qu'après s'être toutes trifurquées, s'il y en a vingt-quatre (*Cephalaria*, *Lepicephalus*, *Pterocephalus*). Cette division des huit méristèles en vingt ou vingt-quatre ramuscules se retrouve aussi dans le calice des *Dipsacus*, bien que le bord n'y soit pas denté.

Considérons maintenant le calice pentamère, tel qu'il existe chez toutes les Scabiosées de notre second groupement.

Dans les genres, nombreux comme on sait, où le bord du calice se prolonge en cinq arêtes, une médiane postérieure, deux latérales postérieures et deux latérales antérieures, cette disposition, qui est ordinaire dans les calices pentamères, tendrait à faire croire qu'il entre ici cinq sépales dans la constitution de ce verticille. En réalité, il en est autrement, mais la chose exige une explication.

Quand on examine attentivement toutes les fleurs d'un capitule de *Succisa pratensis*, par exemple, espèce commune dont l'étude à ce point de vue est particulièrement instructive, on observe toujours, çà et là, parmi les fleurs ordinaires, où le calice a cinq arêtes disposées comme il vient d'être dit, une fleur où il n'en a que quatre. Elles sont situées diagonalement, c'est-à-dire deux latérales postérieures et deux latérales antérieures, et forment donc, suivant la règle, un verticille alterne avec celui de l'involucelle. C'est bien là, semble-t-il, le calice normal, et il est tétramère comme dans les genres de la première série. Çà et là aussi, on rencontre une pareille fleur à quatre arêtes où l'une des deux arêtes postérieures est bifurquée sur une plus ou moins grande longueur, une autre où la division va jusqu'à la base, une autre où celle des deux arêtes issues du dédoublement qui regarde le plan médian s'écarte un peu de sa congénère, d'autres enfin où son écart augmente progressivement jusqu'à ce qu'elle arrive à se placer exactement au milieu de l'espace libre postérieur, devenant ainsi tout à fait médiane, ce qui est, on l'a vu, la disposition ordinaire. La série de ces états prouve bien que le nombre cinq dérive ici du nombre quatre typique, par dédoublement de l'un des deux éléments postérieurs.

On rencontre également, dans le *Succisa pratensis* et aussi dans les *Asterocephalus stellatus*, *Zygostemma creticum*, *Spongostemma atro-purpureum* et *maritimum*, çà et là une fleur à quatre arêtes diagonales au calice, où un pareil dédoublement, avec tous les états intermédiaires, intéresse à la fois les deux arêtes postérieures, ce qui porte finalement à six le nombre des arêtes du calice. Il arrive même, mais plus rarement, que ce dédoublement frappe aussi l'une des deux arêtes antérieures et qu'il y en a sept. Enfin j'ai observé à plusieurs reprises, dans le

Succisa pratensis, une fleur où les deux arêtes antérieures se sont dédoublées en même temps, comme les deux postérieures, ce qui porte à huit le nombre des arêtes du calice. On retombe ainsi sur le type quatre, tel qu'il se rencontre normalement chez les *Trichera*, notamment chez le *T. arvensis*.

Cette manière de comprendre le calice comme partout typiquement tétramère est en contradiction avec l'opinion défendue par Eichler en 1875 (1), et qui a été admise par tous les botanistes, notamment par M. Hoeck en 1891, d'après laquelle le calice serait normalement composé partout de cinq sépales dont un postérieur et ne deviendrait en apparence tétramère, dans les genres de la première catégorie, que par suite de la fusion en un seul médian des deux sépales latéraux antérieurs. Dans cette manière de voir, on admet, en effet, que lorsque le calice est tétramère les quatre sépales sont antéro-postérieurs et latéraux, et non diagonaux comme on les regarde ici et comme ils sont réellement.

2. *Corolle*. — La corolle a ses pétales concrescents dans leur région inférieure en un tube, elle est gamopétale. Moins variable que le calice, elle n'offre dans la famille que deux conformations différentes.

Chez les Knautiées, chez toutes les Dipsacées moins les *Pterocephalus* et *Coulterella*, et chez trois genres de Scabiosées (*Lepicephalus*, *Succisa* et *Succisella*), le tube se prolonge en quatre lobes entiers, deux antéro-postérieurs et deux latéraux, alternes par conséquent avec les quatre sépales typiques du calice, qui sont diagonaux; elle est quadrilobée. Dans le bouton, le lobe antérieur recouvre les deux latéraux, qui à leur tour recouvrent le postérieur. Les fleurs centrales du capitule ont toujours les quatre lobes égaux, la corolle y est actinomorphe; les fleurs périphériques, axillaires des bractées de l'involucre, les ont souvent plus ou moins inégaux, le lobe inférieur étant le plus grand, les deux latéraux moyens, le postérieur plus petit, ce qui y rend la corolle plus ou moins fortement zygomorphe (*Knautia*, *Trichera*, etc.). Après le départ des méristèles du calice, le tube de la corolle renferme

(1) *Loc. cit.*, p. 280, 1875.

encore huit méristèles, dont quatre entrent dans les quatre lobes et les quatre autres alternes passent dans les quatre étamines, comme il sera dit plus loin.

Chez toutes les Scabiosées moins les *Lepicephalus*, *Succisa* et *Succisella*, ainsi que chez les *Pterocephalus* et *Coulterella* parmi les Dipsacées, le lobe postérieur de la corolle se divise en deux par une échancrure médiane plus ou moins profonde, de sorte que le tube s'y prolonge en cinq lobes, un antérieur, deux latéraux et deux postérieurs, alternant ainsi avec les cinq arêtes du calice quand il est pentamère; la corolle est quinquélobée. Dans le bouton, les deux lobes postérieurs sont recouverts par les latéraux, qui eux-mêmes sont recouverts par le lobe antérieur. Égaux dans les fleurs du centre, qui sont actinomorphes, les cinq lobes sont d'ordinaire plus ou moins inégaux dans celles de la périphérie, qui sont plus ou moins fortement zygomorphes, avec le pétale antérieur plus grand, les deux latéraux moyens et les deux postérieurs plus petits (*Asterocephalus*, *Scabiosa*, *Spongostemma*, etc.). Au-dessus de l'insertion du calice, le tube de la corolle renferme alors neuf méristèles au lieu de huit, cinq propres à la corolle, un pour chaque lobe, et quatre pour les étamines.

Dans l'une et l'autre conformation, de combien de pétales concrescents la corolle est-elle faite? Quand elle est quadrilobée, comme dans les dix genres désignés plus haut, il n'y a aucune difficulté à reconnaître qu'elle est composée de quatre pétales concrescents, alternant, suivant la règle, avec les quatre sépales concrescents du calice typique. Quand elle est quinquélobée, comme dans les neuf autres genres, elle paraît bien formée de cinq pétales, alternes avec les cinq arêtes du calice quand il paraît lui-même pentamère; mais ce n'est là encore qu'une apparence.

En réalité, c'est le pétale postérieur qui s'est dédoublé latéralement, comme il a été expliqué plus haut pour l'un des deux sépales postérieurs du calice tétramère. Aussi, dans ce groupe de genres, trouve-t-on fréquemment, à l'intérieur d'un même capitule, parmi les fleurs ordinaires à corolle quinquélobée, quelques fleurs à corolle quadrilobée et d'autres où le lobe postérieur se montre échancré à divers degrés. Il arrive même,

notamment dans le *Spongostemma atro-purpureum*, que l'un des pétales latéraux s'échancere à son tour, et même que les deux pétales latéraux se dédoublent en même temps, ce qui donne à la corolle six lobes dans le premier cas, sept lobes dans le second. Sous son apparence pentamère, la corolle est donc, ici aussi, véritablement tétramère.

Cette manière de comprendre la corolle comme toujours typiquement tétramère est en contradiction avec l'opinion admise par tous les botanistes, notamment par Eichler en 1875 et M. Hoeck en 1891, suivant laquelle la corolle serait partout composée de cinq pétales concrescents et ne deviendrait quadrilobée, c'est-à-dire en apparence tétramère, que par la complète concrescence des deux pétales postérieurs, comme il arrive dans les *Veronica*, par exemple, chez les Scrofulariacées.

Quoi qu'il en soit, ces deux conformations de la corolle pourraient être utilisées, concurremment avec les deux principales modifications de l'involucelle, pour classer les genres en trois tribus. Les genres à involucelle quadrinerve ayant tous la corolle quadrilobée, la tribu des Knautiées resterait comme devant. Parmi les genres à involucelle octonerve, ceux qui ont la corolle quadrilobée formeraient la nouvelle tribu des Dipsacées, qui perdrait par là les deux genres *Pterocephalus* et *Coulterella* en gagnant les trois genres *Lepicephalus*, *Succisa* et *Succisella*. Ceux qui ont la corolle quinquélobée formeraient la nouvelle tribu des Scabiosées, qui perdrait les trois derniers genres en gagnant les deux premiers.

En somme, le premier tableau des genres, tel qu'il a été tracé plus haut (p. 168), n'en serait que très peu modifié, comme on le voit par le tableau ci-après (p. 180).

La presque identité de ce troisième groupement des genres en tribus avec le premier, basé uniquement sur l'involucelle, tend à prouver qu'il existe une relation presque générale entre la composition de l'involucelle et celle de la corolle. Les genres qui n'ont pas de collerette à l'involucelle ont, en effet, le pétale postérieur entier et la corolle quadrilobée; ceux qui ont une collerette à l'involucelle ont le pétale postérieur dédoublé et la corolle quinquélobée. Il n'y a que deux exceptions dans un sens et trois dans l'autre. D'une part, les *Pterocephalus* et *Coulterella*,

Involucelle	quadrinerve. Corolle quadrilobée. KNAUTIÉES..	{ <i>Trichera</i> . <i>Tricheranthes</i> . <i>Knautia</i> .
	quadrilobée. DIPSACÉES..	{ <i>Dipsacus</i> . <i>Galedragon</i> . <i>Phalacrocarpus</i> . <i>Cephalaria</i> . <i>Lepicephalus</i> . <i>Succisa</i> . <i>Succisella</i> .
	octonerve. Corolle	{ <i>Scabiosa</i> . <i>Scabiosella</i> . <i>Pterocephalus</i> . <i>Coulterella</i> . quinquélobée. SCABIOSÉES. { <i>Astrocephalus</i> . <i>Callistemma</i> . <i>Zygostemma</i> . <i>Spongostemma</i> . <i>Pycnocomon</i> .

qui n'ont pas de collerette, ont une corolle quinquélobée ; de l'autre, les *Lepicephalus*, *Succisa* et *Succisella*, qui ont une collerette, ont une corolle quadrilobée. Cette relation, très lointaine, est inattendue et reste inexpliquée.

Il n'en est pas de même pour une autre relation, plus prochaine, presque générale aussi, qui apparaît nettement entre la conformation du calice et celle de la corolle, si l'on compare l'un à l'autre le second (p. 174) et le troisième groupement (p. 180). Dans les genres où le calice a ses pièces au nombre de quatre ou d'un multiple de quatre, où il est tétramère, comme dans toutes les Knautiées et dans la grande majorité des Dipsacées, la corolle est aussi quadrilobée. Dans ceux où le calice a ses pièces au nombre de cinq ou d'un multiple de cinq, où il devient faussement pentamère, comme dans la grande majorité des Scabiosées, la corolle prend aussi cinq lobes et devient aussi faussement pentamère. Il y a toutefois une exception dans chacun des deux sens. D'une part, les *Coulterella* ont un calice à douze arêtes, donc tétramère, et la corolle y est quinquélobée. De l'autre, les *Succisa* ont un calice à cinq arêtes et une corolle quadrilobée. Mais ici, toutes les fois qu'il y a ainsi coexistence de la fausse pentamérie du calice et de la fausse pentamérie de la corolle, on arrive à démontrer que la première disposition entraîne la seconde, et par quel mécanisme.

Chez le *Scabiosa columbaria*, par exemple, sous l'insertion du calice, des huit méristèles que renferme, comme on sait, la région conorescente de la fleur, quatre diagonalement situées envoient chacune une branche dans chacun des quatre sépales normaux. En même temps, la médiane postérieure setrifurque et, tandis que sa branche médiane passe dans le sépale postérieur anormal, les deux autres restent en place et entrent dans le tube de la corolle, muni désormais de neuf méristèles au lieu de huit, pour pénétrer plus haut dans les deux pétales postérieurs anormaux. C'est donc la formation même du sépale médiansurnuméraire, c'est-à-dire la fausse pentamérie du calice, qui entraîne le dédoublement du pétale postérieur, c'est-à-dire la fausse pentamérie de la corolle.

3. *Androcée*. — Contrairement au calice et à la corolle, l'androcée offre dans tous les genres la même conformation. Partout il est composé de quatre étamines sensiblement égales, à filets conorescents au tube de la corolle, disposées diagonalement, alternant par conséquent avec les lobes de la corolle quand elle est quadrilobée, laissant entre les deux d'arrière les deux lobes postérieurs de la corolle quand elle est quinquelobée, alternant dans les deux cas, suivant la règle, avec les quatre pétales typiques (1). Elles reçoivent les quatre méristèles qui, dans la région inférieure du tube de la corolle, alternent, comme il a été dit plus haut, avec les quatre méristèles pétaliques.

Reployés vers le bas dans le bouton, les filets s'attachent au dos des anthères, qui ont quatre sacs polliniques s'ouvrant en long vers l'intérieur. Les grains de pollen sont gros, incolores, opaques, à exine finement échinulée. Dans les Knautiées (*Knautia*, *Trichera*) et les Dipsacées (*Dipsacus*, *Cephalaria*, etc.), ils sont légèrement triangulaires de face et ovales aplatis de profil. Dans les Scabiosées (*Succisa*, *Scabiosa*, *Spongostemma*, etc.), ils sont sphériques. Partout ils ont trois pores, munis d'un opercule également échinulé. Dans les grains sphériques, chaque

(1) Le *Pterocephalus papposus* a, comme on sait, une forme plus petite, appauvrie, où la fleur n'a que deux ou trois étamines. Lagasca l'a décrite en 1816 comme espèce distincte sous le nom de *Pt. diandrus*. Coulter l'a rattachée au type, en 1824, comme variété β . *diandrus*.

pore occupe le milieu d'un fuseau à exine plus claire. Par chacun de ces pores, l'intine fait fréquemment hernie en rejetant latéralement le petit opercule à pointes et forme une papille hyaline dépassant la moitié du diamètre du grain. Il faut y voir un commencement de germination et ces trois papilles sont les débuts d'autant de futurs tubes polliniques (1).

Sans y insister davantage, remarquons que si l'on voulait utiliser les deux formes des grains de pollen, concurremment avec les deux conformations principales de l'involucelle, pour grouper les genres en trois tribus, on obtiendrait le même groupement qu'avec l'involucelle seul (p. 168), ou associé soit au calice (p. 174), soit à la corolle (p. 180). Les Knautiées et les Dipsacées ont, en effet, le pollen triangulaire, tandis qu'il est sphérique chez les Scabiosées. Il paraît inutile de tracer ici à nouveau le tableau des genres dans ce quatrième groupement.

Bien qu'il n'entre ici évidemment que quatre feuilles dans la constitution de l'androcée, les botanistes qui, avec Eichler, regardent le calice et la corolle comme normalement pentamères sont conduits à admettre que l'androcée est, lui aussi, typiquement pentamère et n'est devenu en apparence tétramère que par suite de l'avortement complet de l'étamine médiane postérieure, supposition d'ailleurs toute gratuite.

4. *Pistil*. — Le pistil est concrescent dans sa région inférieure avec les trois verticilles externes, eux-mêmes concrescents, ce qui rend l'ovaire infère. Il ne devient libre qu'après le départ successif du calice, de la corolle et de l'androcée, en formant le style. Il comprend toujours deux carpelles médians, dont l'antérieur est seul fertile et uniovulé, tandis que le postérieur avorte dans son ovaire et se réduit à son style. Mais, suivant les genres, tantôt le carpelle antérieur développe aussi son style, tantôt il le fait avorter et ne développe que son ovaire.

Dans le premier cas, qui est de beaucoup le plus fréquent puisqu'il comprend toutes les Knautiées et toutes les Scabiosées à l'exception des *Lepicephalus*, le style du carpelle antérieur fertile est concrescent avec celui du carpelle postérieur stérile

(1) Voir aussi, sur ce point : H. von Mohl, *Sur le pollen* (*Ann. des Sc. nat.*, 2^e série, *Bot.*, III, p. 228 et p. 343, pl. X, fig. 44, 1835).

et cette concrescence en intéresse d'ordinaire toute la longueur. Il en résulte que le stigmate y est entier, dilaté en plateau ombiliqué plus ou moins large, plateau souvent oblique parce que l'un des styles concrescents est un peu plus long que l'autre. C'est seulement dans les *Knaulia* que la concrescence n'atteint pas le sommet et que le style se termine par deux branches stigmatifères un peu inégales, ce qui en accuse au dehors la dualité. Mais dans tous ces genres, cette dualité est nettement marquée au dedans par la présence de deux méristèles égales et diamétralement opposées, antéro-postérieures, séparées par le cylindre collenchymateux conducteur, dont la fente transversale est oblitérée.

Cette origine double du pistil a été observée et figurée, dès 1857, par Payer dans l'un des genres du vaste groupe dont il est ici question, chez le *Succisa pratensis* (1).

Dans le second cas, propre aux Dipsacées et aux *Lepicephalus* parmi les Scabiosées (2), le carpelle antérieur fertile ne développe pas son style, qui avorte complètement ; il se trouve donc surmonté uniquement par le style du carpelle postérieur stérile. Aussi le style y est-il simple tant à l'extérieur, dans sa forme, qu'à l'intérieur, dans sa structure. A l'extérieur, son extrémité stigmatifère, amincie en pointemousse et creusée en gouttière, est recourbée en dehors et en arrière, tandis que la courbure aurait lieu en avant s'il appartenait au carpelle antérieur. A l'intérieur, il renferme, non pas une seule, il est vrai, mais, ce qui revient au même, trois méristèles, une médiane plus grosse et deux latérales plus minces, disposées en arc autour du cylindre conducteur, dont la fente oblitérée est radiale ; dans la région supérieure, les deux méristèles latérales se bifurquent d'ordinaire, et il y en a cinq autour du tissu conducteur.

L'origine simple du style a été constatée et figurée par Payer, dès 1857, dans l'un des genres de ce petit groupe, chez le *Dipsacus laciniatus* (3). Mais ce botaniste admettait implicitement que ce style simple appartient au même carpelle que l'ovaire sous-jacent, c'est-à-dire au carpelle antérieur, le carpelle pos-

(1) Payer, *Traité d'organogénie de la fleur*, p. 630, pl. CXXXI, fig. 25 à 30, 1857.

(2) C'est-à-dire à toutes les Dipsacées de notre second groupement (p. 174).

(3) *Loc. cit.*, p. 630, pl. CXXXI, fig. 12 à 22, 1857.

térieur ayant complètement avorté. C'est Eichler qui, en 1875, a remarqué qu'il représente, au contraire, le carpelle postérieur, tandis que le carpelle antérieur est dépourvu de style et réduit à son ovaire (1), opinion confirmée par les observations qui précèdent.

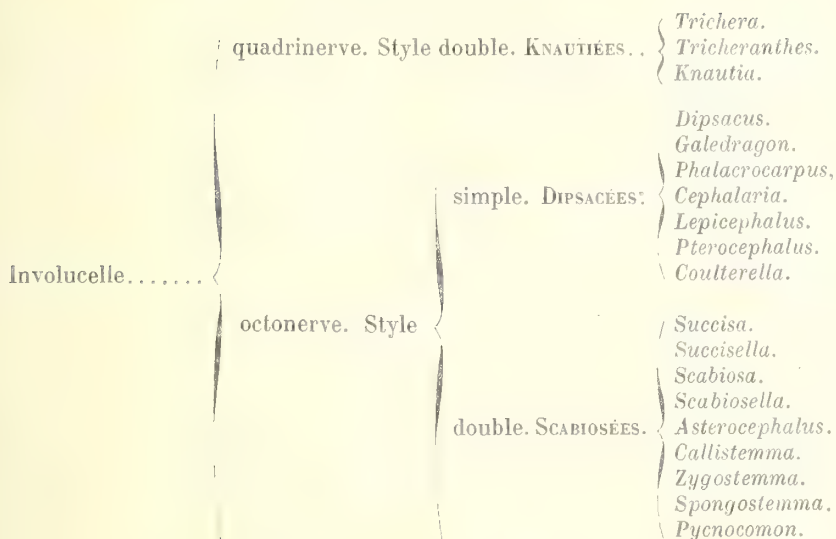
En somme, le pistil a toujours ses deux carpelles représentés, mais tantôt l'antérieur est complet, le postérieur réduit à son style ; tantôt ils sont incomplets tous les deux, l'antérieur réduit à son ovaire, le postérieur à son style. Toujours est-il que le pistil ainsi constitué est zygomorphe, avec plan de symétrie médian.

Dans le premier groupe de genres, notamment chez les *Scabiosa* (*Sc. columbaria*, etc.), on observe, à la base du style double et en avant, un petit appendice, gros, court et bilobé, non signalé jusqu'ici par les auteurs, semble-t-il, qui est un disque nectarifère. La situation antérieure de cet appendice interdit de le considérer comme pouvant appartenir au carpelle avorté. Sa présence augmente encore la zygomorphie du pistil.

Comme on l'a fait plus haut d'abord pour le calice (p. 174), puis pour la corolle (p. 180), ensuite pour l'androcée, c'est-à-dire pour le pollen, on peut essayer d'associer ces deux conformations du pistil aux deux principales modifications de l'involucelle, pour en tirer un nouveau groupement des genres en trois tribus. Les genres à involucelle quadrinerve ayant tous le style double, la tribu des Knautiées se conservera telle qu'elle a été constituée dans le premier groupement et conservée dans les trois suivants. Les genres à involucelle octonerve qui ont le style simple formeront la nouvelle tribu des Dipsacées, qui, sans rien perdre par rapport au premier groupement, gagnera le genre *Lepicephalus*. Les genres à involucelle octonerve qui ont le style double formeront la nouvelle tribu des Scabiosées, qui, sans rien gagner par rapport au premier groupement, perdra le genre *Lepicephalus*.

Ce nouvel et cinquième groupement des genres en tribus est résumé dans le tableau suivant :

(1) Eichler, *Blüthendiagramme*, I, p. 284, 1875. — C'est toutefois par erreur que Eichler cite ici les *Succisa*, à côté des *Dipsacus* et *Cephalaria*, parmi les plantes à style simple et stigmate atténué, recourbé en arrière ; dans le *S. pratensis*, le style est double et le stigmate orbiculaire ombiliqué, comme dans les Scabiosées.



Que le carpelle antérieur possède un style, comme dans le premier et le troisième groupe de genres, ou en soit dépourvu, comme dans le second, son ovaire est toujours fertile et offre toujours la même constitution. Il porte, attaché sur la suture interne, vers le sommet de la loge, un seul ovule anatrophe pendant à raphé externe et micropyle interne, épinaste par conséquent. Après avoir atteint la chalaze, la méristèle du raphé remonte sur la face interne de l'ovule jusque près du micropyle, en formant autour de lui une boucle complète. Le plan de symétrie de l'ovule est donc radial et coïncide avec le plan de symétrie du carpelle, qui est aussi le plan médian de la fleur.

Payer a bien vu, dès 1857, que, dans le *Succisa pratensis*, l'ovule anatrophe pendant a son raphé en avant et son micropyle en arrière. Mais lorsqu'il a affirmé que c'est le contraire dans le *Dipsacus laciniatus*, ce n'a pu être que l'effet d'une méprise, car l'ovule de cette plante est orienté dans sa figure 24 exactement comme celui du *Succisa* dans sa figure 30 (1). Baillon a évité cette erreur et a décrit correctement en 1880 la direction de l'ovule du *Dipsacus* (2).

Dans toute la longueur de l'ovaire, la méristèle dorsale du carpelle fertile et aussi celle du carpelle stérile demeurent confon-

(1) *Loc. cit.*, p. 631, pl. CXXXI, fig. 24 et 30.

(2) Baillon, *Histoire des plantes*, VII, p. 520, 1880.

dues, la première avec la médiane antérieure, la seconde avec la médiane postérieure des huit méristèles de la fleur, déjà signalées plus haut à diverses reprises. La méristèle ventrale du carpelle fertile, au contraire, résultant de la fusion des deux méristèles marginales le long de la suture, est distincte depuis la base de l'ovaire jusqu'au niveau où l'ovule y prend insertion. Elle forme une neuvième méristèle, plus grosse et plus interne que les huit autres, à la médiane postérieure desquelles elle est superposée, ou à peu près, comme il a été dit plus haut. Sur toutes les coupes transversales inférieures à l'attache de l'ovule, cette neuvième méristèle postérieure offre un excellent point de repère, qui permet de les orienter.

L'ovule a un seul et très épais tégument, entourant un court et mince nucelle très profondément situé. C'est à tort que Baillon a décrit ce tégument comme « incomplet » en attribuant la plus grande partie au nucelle (1). Au moment de l'épanouissement de la fleur, le nucelle a été complètement résorbé par le développement du prothalle femelle. Celui-ci, qui a la forme d'une petite cuiller, touche donc directement l'épiderme interne du tégument, nettement différencié par ses cellules prismatiques. Au-dessous de lui, je n'ai pas pu discerner d'hypostase. L'ovule est donc transpariété unitegminé, ce qui classe la famille dans l'ordre des Solaninées, défini précisément par ce caractère.

La partie inférieure renflée du carpelle qui renferme l'ovule, l'ovaire proprement dit, est parfois surmontée directement par le calice, dont elle n'est séparée que par un court étranglement; celui-ci est alors situé, soit au ras du diaphragme (*Surcisa*, etc.), soit au-dessus de lui, ce qui donne naissance à ce tronc de cône ovarien dont il a dû être déjà question plus haut (p. 158) à propos de l'involucelle (*Cephalaria*, *Lepicephalus*, *Galedragon*). Le plus souvent, elle est prolongée par une portion très grêle, qui forme sous le calice un pédicule plus ou moins long, comme il a été dit plus haut (*Dipsacus*, *Scabiosa*, *Asterocephalus*, *Spongostemma*, *Pycnocomon*, etc.).

Ainsi constitué, le pistil des Dipsacacées diffère beaucoup de celui des Valérianacées, composé, comme on sait, de trois car-

(1) *Loc. cit.*, p. 520, en note.

pelles, dont un seul, qui est latéral, est fertile et uniovulé, et où l'unique ovule, anatrope et pendant, a son raphé latéral et son plan de symétrie tangentiel, en un mot est exonaste (1).

5. *Type floral. Diagramme et formule.* — Telle qu'on vient de l'exposer, l'analyse des cinq verticilles, involucrelle, calice, corolle, androcée et pistil, dont l'ensemble forme le capitellule, montre que le type numérique est tétramère, avec alternance régulière, pour les quatre premiers verticilles et dimère, avec avortement partiel de l'une ou des deux pièces, dans le cinquième. Ce qui permet, d'une part, d'établir le diagramme du capitellule et de la fleur, et, d'autre part, d'en écrire la formule comme il suit :

$K = (4B) + (4S + 4P + 4E + 2C)$, pour le capitellule, et $F = (4S + 4P + 4E + 2C)$, pour la fleur.

Cette tétramérie du capitellule est déjà nettement inscrite dans le nombre, constamment quatre ou huit, des méristèles de l'involucrelle, et dans le nombre, toujours huit, des méristèles de la région concrescente de la fleur inférieure au calice.

Dans l'opinion universellement admise aujourd'hui, il en est tout autrement. Le type numérique de l'involucrelle est dimère, celui de la fleur pentamère, à l'exception du pistil réduit à un seul carpelle. De sorte que le diagramme en est très différent, et se traduit aussi par une formule très différente, qui est, pour le capitellule : $K = (2B) + (5S + 5P + 5E + 1C)$, et pour la fleur $F = (5S + 5P + 5E + 1C)$.

Cette substitution de la tétramérie typique de la fleur à la pentamérie typique, admise jusqu'à présent par tous les auteurs, éloigne naturellement beaucoup les Dipsacacées de toutes les familles voisines de l'alliance des Rubiales, en particulier des Valérianacées.

Tout ceci pour le nombre des parties. Quant à leur symétrie, l'involucrelle est, on l'a vu, toujours actinomorphe, à l'exception du *Zygostemma*, et il en est de même du calice et de l'androcée. Actinomorphe dans les fleurs centrales du capitule, la

(1) Voir sur ce point : Ph. van Tieghem, *Orientation de l'ovule dans le pistil et de l'embryon dans la graine chez les Valérianacées* (Ann. des Sc. nat., Bot., 9^e série, VIII, p. 176, 1908).

corolle devient souvent plus ou moins, parfois très fortement, zygomorphe dans les fleurs périphériques. Pour le pistil, il est toujours et partout zygomorphe. Cette constante zygomorphie du pistil suffit même à rendre partout l'ensemble du capitellule zygomorphe par rapport au plan médian.

IV. — FRUIT ET GRAINE.

Le fruit des Dipsacacées est un achainé enveloppé par l'involucelle persistant, dont les diverses conformations, signalées plus haut dans la fleur, s'accusent davantage dans le fruit, où il devient plus facile de les étudier. Il est tout d'abord couronné par le calice, qui plus tard tantôt se détache (*Knautia*, *Trichera*, *Dipsacus*, *Cephalaria*, *Lepicephalus*, *Galedragon*, etc.), tantôt persiste indéfiniment (*Scabiosa*, *Asterocephalus*, *Pterocephalus*, *Coulterella*, etc.).

Sous l'involucelle, avec ses quatre ou huit méristèles, et sous le péricarpe, avec ses neuf méristèles dont la neuvième plus grosse est ventrale, se trouve la graine. Son mince tégument, réduit à deux assises de cellules, est parcouru par la méristèle en boucle déjà signalée dans l'ovule, et son plan de symétrie est radial, comme celui de l'ovule. Dans un albumen oléagineux incolore et sans amidon, elle renferme un embryon ordinairement vert, droit, à radicule supère, à deux cotyles égales, appliquées et plan-convexes. Dans les quelques genres où l'ovaire dépasse le bord de l'involucelle en formant, après la chute du calice, un tronc de cône ovarien (*Cephalaria*, *Lepicephalus*, *Galedragon*), l'embryon enfonce sa radicule dans ce cône, dépassant ainsi lui-même le bord de l'involucelle dans le fruit.

Suivant les genres, cet embryon renversé est orienté de deux manières différentes. Tantôt son plan médian est antéro-postérieur, c'est-à-dire coïncide avec le plan de symétrie de l'ovule et de la graine, qui est aussi le plan médian de la fleur : en un mot, il est incombant (*Galedragon*, *Scabiosa*, *Asterocephalus*, *Zygostemma*, etc.). Tantôt son plan médian est tangentiel, c'est-à-dire perpendiculaire au plan de symétrie de l'ovule et de la graine : en un mot, il est accombant (*Knautia*, *Trichera*, *Dipsacus*, *Cephalaria*, *Lepicephalus*, *Succisa*, *Spongo-*

stemma, etc. (1). Par ces exemples, on voit que si l'accoissance est générale chez les Knautiées, les deux orientations coexistent, quoiqu'en proportion très inégale et inverse, dans les deux autres tribus. L'incombance prédomine chez les Scabiosées, mais elle existe aussi chez le *Galedragon*; l'accoissance prédomine chez les Dipsacées, mais elle existe aussi chez les *Spongostemma*.

Ordinairement le capitellule, en passant à l'état de fruit involuclé, demeure droit. Chez le *Galedragon*, la face inférieure s'allongeant plus que la face supérieure, il se courbe vers le haut et cette hyponastie le rend zygomorphe, symétrique seulement par rapport au plan médian de la fleur. Cette courbure, jointe à l'incombance de l'embryon qui est sans doute ici en relation avec elle, s'ajoute aux caractères déjà indiqués plus haut pour séparer nettement ce genre d'avec les *Dipsacus* et les *Cephalaria*, à chacun desquels il a été tour à tour incorporé.

La germination s'opère partout essentiellement de la même manière. La tigelle s'allonge plus ou moins vers le haut et les cotyles s'épanouissent à l'air et à la lumière, en un mot, sont épigées (2).

Dans l'achaine des Valérianacées, la graine a, comme l'ovule dans l'ovaire, son raphé latéral et son plan de symétrie tangentiel. Elle est dépourvue d'albumen et son embryon, qui est aussi renversé et dicotylé, a toujours son plan médian perpendiculaire au plan de symétrie de la graine, c'est-à-dire radial; en un mot, il est toujours accombant. De là, trois nouvelles différences, qui s'ajoutent aux précédentes pour séparer plus fortement cette famille de celle des Dipsacacées.

(1) Par exception, dans le *Succisa pratensis*, où l'embryon est d'ordinaire accombant, je l'ai trouvé parfois incombant, parfois dans une orientation intermédiaire. Cette variabilité locale d'un caractère ordinairement constant dans le même genre surprendra moins si l'on se rappelle que les *Succisa* sont un genre de transition, tenant d'une part aux Dipsacées par la corolle tétramère, de l'autre aux Scabiosées par les cinq arêtes du calice.

(2) Les diverses phases de cette germination ont été décrites en détail et figurées par Sir J. Lubbock (aujourd'hui Lord Avebury), en 1892, dans les genres *Dipsacus*, *Succisella*, *Callistemma*, *Scabiosa*, *Asterocephalus*, *Spongostemma* et *Pycnocomon* (*On Seedlings*, II, p. 84, fig. 447 à 456).

V. — COMPARAISON AVEC LES VALÉRIANACÉES.

En considérant successivement, au cours de l'étude qui précède, l'inflorescence, la fleur, le fruit et la graine des Dipsacacées, on a pu constater à ces divers points de vue, entre cette famille et celle qui est réputée sa plus proche voisine, les Valérianacées, de nombreuses et profondes différences, dont il convient de résumer ici les principales.

L'inflorescence des Valérianacées n'est jamais un capitule. Deux genres seulement, rattachés actuellement à cette famille (*Hoeckia* et *Triplostegia*), ont autour de chaque fleur un involucre gamophylle, mais cet involucre diffère beaucoup par sa conformation et sa structure de l'involucelle des Dipsacacées. Le type floral y est pentamère pour le calice, la corolle et l'androcée, trimère pour le pistil avec un seul carpelle fertile, qui est latéral. L'unique ovule de ce carpelle a son raphé latéral et son plan de symétrie tangentiel, en un mot, est exonaste. Le fruit est un achaîne presque toujours nu, où la graine a, comme l'ovule, son raphé latéral et son plan de symétrie tangentiel. La graine est dépourvue d'albumen et son embryon a toujours son plan médian radial, en un mot est toujours accombant.

En s'ajoutant, toutes ces différences, dont les plus importantes, à coup sûr, sont la pentamérie des trois verticilles externes et la trimérie du pistil, avec l'orientation tangentielle de l'ovule dans le carpelle et de la graine dans le fruit, forment un ensemble tel qu'il ne peut plus être question désormais de réunir les Dipsacacées aux Valérianacées dans une seule et même famille, comme M. Hoeck l'a proposé récemment. Il devient, au contraire, nécessaire de les en séparer davantage et de leur attribuer, surtout à cause de leur tétramérie florale, une place à part dans l'alliance des Rubiales.

VI. — SUR LE GENRE *MORINA* ET SA PLACE DANS LA CLASSIFICATION.

Créé par Tournefort en 1703 et dédié au D^r Morin, membre de l'Académie des Sciences de Paris, le genre *Morina* a été

rangé par lui dans sa troisième classe, c'est-à-dire dans un groupe différent de ceux qui renfermaient les Dipsacacées (douzième classe) et les Valérianacées (seconde classe), (1). Au contraire, Vaillant, critiquant sur ce point Tournefort, l'a introduit, en 1722, sous le nom de *Diodothena*, dans sa classe des Dipsacées, entre les *Pterorephalus* et les *Valeriana* (2). Lorsque A.-P. de Candolle a séparé, en 1805, les Valérianacées des Dipsacacées, il a maintenu les *Morina* dans la seconde famille, et ce genre y a été conservé depuis lors par tous les botanistes. A deux degrés différents, il est vrai : tantôt directement, c'est-à-dire sans être séparé des autres genres plus que ceux-ci ne le sont entre eux, suivant l'avis de Coulter en 1824, de Bentham et Hooker en 1873, de Baillon en 1880 et de M. Hoeck en 1891 ; tantôt indirectement, c'est à-dire séparé davantage des autres genres comme type d'une tribu distincte, les Morinées, suivant l'opinion de A.-P. de Candolle en 1830, adoptée récemment par M. Hoeck en 1902 (3).

Après l'étude qu'on vient de faire de l'inflorescence, de la fleur, du fruit et de la graine des Dipsacacées, il suffira de jeter ici un coup d'œil sur les parties correspondantes des *Morina* pour s'assurer, comme il a été dit au début de ce travail, que ni directement, ni même indirectement, ce genre ne peut plus désormais être compris dans cette famille.

Les diverses espèces de *Morina* sont groupées actuellement en trois sections : *Cryptothladia*, *Diotocalyx* et *Acanthocalyx*, les deux dernières déjà reconnues par A.-P. de Candolle en 1830. Bornons-nous ici à considérer la seconde, qui est la plus nombreuse, et notamment le *M. persica*, qui a été plus particulièrement étudié par nous.

1. *Inflorescence*. — A l'aisselle des feuilles supérieures, qui sont verticillées par quatre et munies de dents épineuses, comme celles des Chardons, les fleurs sont disposées en glomérules,

(1) Tournefort, *Corollarium Inst. rei herbariæ*, p. 48, pl. 480, 1703.

(2) *Loc. cit.*, p. 184 et p. 243, 1722.

(3) On n'ignore pas que Klotzsch, en 1860, a retiré les *Morina* des Dipsacacées pour les classer parmi les Acanthacées. Mais aussitôt après, en 1861, Garcke a repris l'étude de ce genre et lui a rendu son ancienne place dans la Classification (*Bonplandia*, 1861, p. 49).

qui sont des cymes bipares contractées, à la façon de celles des Labiées, par exemple. Il y a déjà loin de ces glomérules axillaires aux capitules terminaux des Dipsacacées.

Le court pédicelle de chaque fleur n'en produit pas moins tout d'abord des bractées sous-florales congrescentes en tube et formant ainsi un involucre gamophylle uniflore, comparable à l'involucelle des Dipsacacées. C'est même là le caractère principal sur lequel on s'est appuyé autrefois pour incorporer ce genre à cette famille, et que l'on invoque encore aujourd'hui pour l'y maintenir. Il faut remarquer cependant que de pareils involucre gamophylles uniflores, quoique très rares, se rencontrent çà et là dans les familles les plus diverses. Sans parler des Nyctagacées, on en trouve chez les Valérianacées dans les genres *Hoeckia* et *Triplostegia*, comme il a été dit au début. On en observe même, sous forme d'involucelle, dans quelques Composées ; car si l'involucelle uniflore des *Echinops* est dialyphylle, il est gamophylle dans les *Lagascea*, etc.

Ici, le tube de l'involucre, aplati latéralement, est muni de douze nervures parallèles, unies en un réseau par de nombreuses anastomoses transverses ; parvenues au bord, sans former d'arcades, elles se prolongent directement dans autant d'arêtes épineuses très inégales. Il y en a deux plus grandes antéro-postérieures, deux moyennes latérales et huit plus petites alternant par paires avec les quatre autres. Les deux grandes épines antéro-postérieures reçoivent même chacune trois nervures, une médiane et deux latérales, qui sont des branches des deux nervures voisines. Largement ouvert en haut, le tube n'a ni sillons, ni fossettes sur la face externe, ni éperons, ni diaphragme d'aucune sorte sur la face interne. Il diffère donc beaucoup de celui de l'involucelle des Dipsacacées. Pourtant, il paraît formé, comme celui-ci, de quatre bractées congrescentes, deux latérales et deux antéro-postérieures, munies chacune de trois nervures parallèles.

Cette tétramérie de l'involucre est en contradiction avec l'opinion émise par Eichler en 1875 (1) et acceptée par M. Hoeck en 1891, suivant laquelle l'involucre serait formé par la congrescence de deux bractées seulement, qui seraient antéro-posté-

(1) *Loc. cit.*, p. 280 et p. 282, fig. 148 E, 1875.

rieures. Mais elle est d'accord avec la manière de voir soutenue en 1893 par M. Celakowsky (1) et avec le nouvel avis exprimé en 1902 par M. Hoeck, qui regarde maintenant l'involucre des *Morina* comme constitué par la concrescence de quatre bractées (2).

2. *Fleur*. — La fleur se compose de quatre verticilles, calice, corolle, androcée et pistil, concrescents dans toute la région inférieure, qui est lâchement entouré et longuement dépassée par le tube aplati de l'involucre, ce qui rend l'ovaire infère. Séparée du calice par un brusque et court étranglement, cette région inférieure ovarienne est comprimée latéralement, plate sur une face, bombée sur la face opposée, où elle se prolonge au-dessus de l'étroite insertion du calice en une sorte de talon. La face plate a trois nervures, une au milieu et deux aux extrêmes bords ; la face bombée en a aussi trois, une médiane et deux latérales. Il en résulte pour cette région une symétrie bilatérale transversale, déjà fortement accusée et qui se marquera encore davantage quand elle deviendra le fruit. On y reviendra tout à l'heure. Il suffit ici de remarquer que la zone périphérique de la région ovarienne renferme seulement six méristèles et non pas huit comme chez toutes les Dipsacacées.

Inséré sur la région concrescente par une base très étroite, le calice est gamosépale, à tube large et court prolongé en deux lames foliacées divergentes, égales, situées l'une à droite, l'autre à gauche, dépassant toutes les deux le tube de l'involucre. C'est de ces deux lames surmontant l'ovaire en forme d'oreilles, que Vaillant a tiré ce nom de *Diotrothea* qu'il a voulu, on ne sait pourquoi, substituer à celui de *Morina* donné par Tournefort.

Chacune de ces lames a deux nervures parallèles, qui sont latérales sans médiane, et son extrémité, parfois entière, est souvent bilobée. C'est la preuve qu'il entre, dans sa constitution, deux sépales, concrescents dans toute ou presque toute leur longueur. Ensemble et avec le tube qui les porte, les deux lames forment un calice gamosépale, bilabié, que l'on doit

(1) Celakowsky, Ueber den Blütenstand von *Morina* (*Bot. Jahrb. für. Systematik*, XVII, p. 393 et p. 417, 1893).

(2) *Loc. cit.*, p. 408, 1902.

considérer comme typiquement pentamère, mais où le sépale postérieur avorte au delà du tube commun, comme chez les *Veronica*, par exemple, ce qui le rend profondément zygomorphe.

Cette manière de comprendre le calice est conforme à l'interprétation qu'en ont donnée Eichler en 1875 (1) et Celakovsky en 1893 (2). Un tel calice diffère profondément de celui des Dipsacacées.

La corolle est gamopétale, à tube étroit et long, terminé par cinq lobes inégaux formant deux lèvres, l'inférieure à trois lobes plus grands, la supérieure à deux lobes plus petits. Dans le bouton, le pétale inférieur médian recouvre les deux latéraux, mais les deux postérieurs les recouvrent aussi : d'où une différence marquée avec la préfloraison de la corolle quinquelobée des Dipsacacées. Cette corolle, bilabiée et zygomorphe, est évidemment formée de cinq pétales concrescents, qui alternent avec les cinq sépales du calice également zygomorphe.

Tout le monde est d'accord sur ce point, mais il faut remarquer cependant que, d'après Eichler, la préfloraison de la corolle serait la même que chez les Dipsacacées, c'est-à-dire que les deux pétales postérieurs seraient recouverts par les deux latéraux, ce qui est une erreur (3).

Typiquement composé de cinq étamines alternes avec les pétales, l'androcée n'en a que deux fertiles ; ce sont les latérales postérieures ; la médiane postérieure et les deux latérales antérieures avortent. Les filets des deux étamines fertiles sont concrescents au tube de la corolle dans toute sa longueur et ne s'en séparent que près de la gorge, en arrière, entre les deux pétales postérieurs et les deux latéraux. La partie libre du filet, munie comme d'ordinaire d'une seule méristèle, est courte et porte, attachée dorsalement près de sa base, une anthère à quatre sacs polliniques à déhiscence longitudinale introrse. C'est donc à tort que chacune de ces deux étamines a été regardée par Coulter en 1824 (4), et d'après lui par A.-P. de Candolle en

(1) *Loc. cit.*, p. 283, fig. 148 E, 1875.

(2) *Loc. cit.*, p. 413 et suiv.

(3) *Loc. cit.*, p. 381, fig. 148 E., 1875.

(4) *Loc. cit.*, p. 28 et 33, 1824.

1830 (1), comme double, comme formée par la condescence de deux étamines, et l'androcée tout entier comme diadelphé, opinion qu'on s'étonne de voir encore professée par Eichler en 1875 (2) et par M. Hoeck en 1891 (3).

Les deux étamines latérales antérieures sont représentées dans le tube de la corolle par leurs méristèles; elles n'avortent que dans leur partie supérieure libre. L'étamine postérieure médiane n'est pas même représentée dans le tube de la corolle; son avortement est complet.

Le pollen est très remarquable. Ses gros grains jaunes sont allongés en cylindre, souvent rétrécis au milieu en forme de biscuit; autour de la ceinture, ils portent trois papilles, revêtues par l'épaisse exine finement ponctuée et terminées chacune par un pore que l'intine traverse en augmentant de moitié la longueur de la papille. Cette conformation, déjà remarquée et figurée par H. de Mohl en 1835 (4), est très différente de celle qu'on a rencontrée chez les Dipsacacées.

Le pistil est condescant dans toute la longueur de sa région ovarienné, c'est-à-dire jusqu'à la base du style, avec l'ensemble des trois verticilles externes, eux-mêmes condescants, ce qui en rend l'ovaire infère. Il est formé de trois carpelles, un en avant et deux en arrière, condescants dans toute leur longueur jusqu'au sommet du style, qui se termine par un stigmate discoïde entier. Dans le style, appliqué tout du long contre le fond du tube de la corolle et sortant plus haut entre les deux anthères rapprochées, les trois carpelles sont également présents et développés. On y voit, en effet, trois méristèles égales et équidistantes, autour d'un cylindre plein, relativement épais, formé de cellules collenchymateuses, qui est le tissu conducteur.

Dans l'ovaire, il en est autrement. Seul, l'un des trois carpelles développe normalement sa loge et y forme un ovule; il est seul fertile, et c'est l'un des deux latéraux postérieurs. La loge unique est donc latérale, superposée à l'une des deux lames

(1) *Loc. cit.*, p. 644, 1830.

(2) *Loc. cit.*, p. 281, fig. 148 E, 1875.

(3) *Loc. cit.*, p. 185, 1891.

(4) *Loc. cit.*, p. 228 et p. 315. « Presque cylindrique, dit-il; de trois côtés, une saillie semblable au col d'une bouteille, à travers laquelle la membrane interne se prolonge en forme de canal » (pl. X, fig. 33).

du calice, et c'est ce qui rend la région inférieure de la fleur bombée du côté externe, plate du côté interne, en un mot transversalement zygomorphe, comme il a été dit plus haut.

Outre les six méristèles signalées à ce moment dans sa zone périphérique, cette région renferme dans la face plate, superposé à la méristèle médiane de cette face, un massif cylindrique libéroligneux, formé par l'union des méristèles marginales des trois carpelles, seules individualisées dès la base, les méristèles médianes ne s'isolant que beaucoup plus haut à la base du style. C'est de ce massif que, vers le sommet de la loge, se sépare la méristèle du raphé de son unique ovule. A ce niveau, l'on aperçoit, de chaque côté du massif, une petite logette vide, qui n'existe pas plus bas, qui ne se prolonge pas plus haut ; c'est la trace des deux loges des carpelles stériles, l'un médian antérieur, l'autre latéral postérieur.

Ainsi constitué, le pistil est zygomorphe dans sa région ovariennne, mais son plan de symétrie est transversal, tandis que le calice, la corolle et l'androcée, également zygomorphes, ont leur plan de symétrie longitudinal.

Dans sa grande loge, le carpelle latéral fertile renferme, attaché en haut, sur la suture de la face plate, au niveau et près des deux logettes, un seul ovule anatrope pendant. Cet ovule est très plat, dilaté en aile et dirigé transversalement ; la méristèle du raphé, qui occupe l'un des bords, remonte sur le bord opposé jusque vers le micropyle, formant ainsi une boucle complète dans le plan tangentiel. L'ovule a donc son plan de symétrie tangentiel ; il est exonaste. Le nucelle y est d'ailleurs petit et transitoire, enveloppé d'un seul épais légument ; en un mot, il est transpariété unitégminé.

La structure du pistil du *Morina* a été complètement méconnue par Eichler en 1875 et par tous les auteurs qui ont suivi et qui, à son exemple, l'ont considéré comme formé typiquement de deux carpelles médians, dont un seul, l'antérieur, est représenté, en un mot comme identique à celui des Dipsacacées.

Telle qu'on vient de l'exposer, tétramère pour l'involucre, pentamère pour le calice, avec avortement d'un sépale, pour la corolle et aussi pour l'androcée, avec avortement de trois étamines, trimère pour le pistil avec stérilité de deux carpelles, en

autre fortement zygomorphe dans ses quatre verticilles constitutifs, mais avec plan de symétrie longitudinal pour les trois premiers, transversal pour le quatrième. La conformation de la fleur des *Morina* peut être représentée, avec l'involucre, par la formule $F = (4B) + (5S + 5P + 2E + 3C)$, et sans l'involucre, par la formule $F = (5S + 5P + 2E + 3C)$, sans tenir compte des deux étamines antérieures, représentées par leurs méristèles dans le tube de la corolle. Elle est donc très différente de celle des Dipsacacées.

Le diagramme qu'en a donné Eichler en 1875 et qui a été reproduit dans tous les ouvrages ultérieurs se trouve être inexact et doit être rectifié dans quatre de ses parties (1). Il y a quatre bractées à l'involucre et non deux ; les deux pétales postérieurs de la corolle sont recouvrants dans le bouton, non recouverts ; les deux étamines sont simples, non doubles par concrescence ; enfin le pistil a trois carpelles représentés, dont un seul fertile latéral, et non un seul médian antérieur. Le diagramme qu'en a tracé Celakovsky en 1893 est plus exact, mais doit être également rectifié pour le pistil (2).

3. *Fruit et graine.* — Enveloppé à distance par le large involucre et couronné par le calice persistant, le fruit est un achaïne. Comme la région florale dont il provient, et plus fortement encore, il est zygomorphe, symétrique seulement par rapport au plan transversal de la fleur, en forme de cône renversé, à face interne plate, à face externe, superposée à l'une des lames du calice, bombée avec un talon dépassant l'étroite insertion du tube calicinal, toutes deux mamelonnées. La couche scléreuse du péricarpe entoure toute la grande loge fertile et forme au milieu de la face plane, vers le niveau d'insertion de la graine, un repli autour de l'ensemble des deux logettes stériles, dont la cloison de séparation ne se sclérifie pas. À ce niveau, la trace de la région ovarienne des deux carpelles stériles se retrouve donc dans le fruit, rendue même plus nette et plus facile à voir que dans l'ovaire par suite de la sclérification du péricarpe. Au-dessous de ce niveau et jusqu'à la base, la couche scléreuse

(1) *Loc. cit.*, p. 279, fig. 148 E, 1875.

(2) *Loc. cit.*, pl. IX, fig. 13, 1893.

n'offre, au milieu de la face plate, qu'une seule logette cylindrique ; elle résulte ici de la destruction de la colonne libéro-ligneuse formée, comme il a été dit plus haut, par l'union des méristèles marginales des trois carpelles.

Orientée dans l'unique loge latérale du fruit comme était l'ovule dans l'unique loge latérale de l'ovaire, la graine est aplatie latéralement, creusée au milieu de sa face plane interne d'un profond sillon occupé par le repli du péricarpe, et son mince tégument renferme une boucle vasculaire dans le plan tangentiel. En un mot, comme l'ovule dans l'ovaire, la graine a dans le fruit son plan de symétrie tangentiel.

Sous le tégument, réduit à une seule asise de petites cellules à parois minces et brunâtres, se trouve un épais albumen oléagineux et aleurique, sans amidon, enveloppant un embryon droit à radicule supérieure, à deux larges et minces cotyles appliquées, concaves en dedans, situées de part et d'autre du plan de la boucle vasculaire. Son plan médian est donc radial dans le fruit, perpendiculaire au plan de symétrie de la graine ; en un mot, il est accombant.

J'ai pu constater aussi la présence d'un épais albumen dans la graine mûre du *M. longifolia* Wallich et du *M. Wallichiana* Royle. Si j'insiste sur ce point, c'est parce que M. Garcke affirme n'avoir pas trouvé d'albumen dans la graine mûre des *Morina* (*Bonplandia*, 1861, p. 50).

4. *Conclusion.* — *Place des MORINA dans la Classification.* — L'analyse sommaire qui précède suffit à montrer, entre les *Morina* et les Dipsacacées, toute une série de différences, intéressant à la fois la forme et la disposition des feuilles, l'inflorescence et l'involucre, la fleur dans ses diverses parties, le fruit et la graine, dont les deux principales paraissent être la pentamérie typique de la fleur et la structure tout autre du pistil.

Elles sont si nombreuses et si grandes, qu'après les avoir constatées, il devient manifestement impossible de conserver désormais ce genre dans cette famille, même indirectement en en faisant le type d'une tribu distincte, comme le voulait A.-P. de Candolle en 1830. Son exclusion, annoncée au début de ce

travail et appuyée alors provisoirement sur la seule inflorescence, se trouve donc de tout point justifiée.

La question se pose maintenant de savoir si le genre *Morina*, ainsi libéré des Dipsacacées, peut être rattaché à la famille des Valérianacées, ou s'il doit être regardé, à côté d'elle, comme le type d'une famille autonome.

À cette question, la structure du pistil et du fruit, telle qu'on vient de l'exposer, permet peut-être de répondre immédiatement. Avec ses trois carpelles, dont un seul latéral est fertile et uniovulé, ce qui en provoque la zygomorphie transversale, avec son ovule anatrope pendant exonaste, à plan de symétrie tangentiel, le pistil ressemble de tout point à celui des Valérianacées. De même le fruit, avec sa graine à raphé latéral, à plan de symétrie tangentiel, et son embryon accombant. Il y aurait donc lieu, semble-t-il, d'incorporer désormais les *Morina* à la famille de Valérianacées.

Par l'involucre gamophylle uniflore, ils se rapprochent des *Hoeckia* et *Triplostegia*, qui forment déjà dans cette famille une tribu distincte, les Triplostégiées. Mais par l'inflorescence et plusieurs caractères floraux, notamment la singulière conformation du calice, ils s'en éloignent assez pour ne pouvoir pas être compris dans cette tribu et pour devoir constituer, à côté d'elle dans la famille, une tribu nouvelle, les *Morinées*. En même temps, il conviendra d'ériger en genre autonome la section *Acanthocalyx* de A.-P. de Candolle, où l'androcée a quatre étamines didynames, la postérieure seule ayant avorté. La tribu sera donc composée pour le moment des deux genres *Morina* et *Acanthocalyx*.

Quand il a donné, il y a plus d'un siècle, leur autonomie aux Valérianacées, si A.-P. de Candolle avait tracé, dans la série des Dipsacées de Vaillant, la ligne de séparation entre les *Pteroccephalus* et les *Morina*, au lieu de la faire passer entre les *Morina* et les *Valeriana*, la question de limite eût été résolue il y a plus d'un siècle, arbitrairement il est vrai, comme elle l'est aujourd'hui rationnellement, si l'on adopte cette première solution.

Mais remarquons, en terminant, que la seconde des deux solutions indiquées plus haut mérite aussi d'être examinée et pourrait même être préférée.

En se fondant sur la présence d'un involucre gamophylle unillore autour de la fleur et d'un albumen dans la graine, deux caractères que ne possèdent pas les véritables Valérianacées, on peut ne pas vouloir incorporer les *Morina* à cette famille, ce qui conduit nécessairement à regarder ce genre comme le type d'une famille nouvelle, à côté des Valérianacées, savoir les *Morinacées*. Mais alors il conviendra de ranger aussi dans cette famille les deux genres *Triplostegia* et *Hoeckia*, qui possèdent également ces deux caractères. En sorte que les Morinacées comprendront deux tribus : les Morinées, avec les deux genres *Morina* et *Acanthocalyx*, et les Triplostégiées, avec les deux genres *Triplostegia* et *Hoeckia*.

L'avenir montrera laquelle de ces deux solutions, d'ailleurs très voisines, il convient d'adopter définitivement. Il nous suffit ici d'avoir, par l'expulsion des Morinées, rendu à la famille des Dipsacacées l'homogénéité qui lui appartient et qui lui assure une place à part dans l'alliance des Rubiales.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT :

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME X. — Nos 4, 5 et 6.

[Ce cahier finit l'abonnement aux tomes IX et X.]



PARIS
MASSON ET C^e, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1909

PARIS. 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en Janvier 1910

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent annuellement en plusieurs fascicules.

Abonnement annuel à chacune des parties, Zoologie ou Botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Prix des collections :

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	(Rare .
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
HUITIÈME SÉRIE (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
NEUVIÈME SÉRIE (1905-1906-1907-1908).	Chaque année.	30 fr

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. HÉBERT et A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume	15 fr.
22 volumes	330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALEONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. BOULE.

Abonnement annuel :

Paris et Départements. 25 fr. — Etranger..... 30 fr.

RECHERCHES
SUR LA
STRUCTURE ET LE DÉVELOPPEMENT
DES BURSÉRACÉES

APPLICATION A LA SYSTÉMATIQUE

Par A. GUILLAUMIN

INTRODUCTION

LIMITES DE LA FAMILLE DES BURSÉRACÉES, SA POSITION DANS LA CLASSIFICATION.

Si l'on ne considère que *grosso modo* la morphologie et l'organisation générale des Burséracées, cette famille paraît très voisine des Anacardiées : les feuilles sont presque toujours composées ; la fleur, du type 3 ou 5, est à androcée normalement diplostémone ; il existe un disque nectarifère généralement intrastaminal et l'ovaire unique est formé de plusieurs carpelles. Cela explique que beaucoup d'auteurs ont réuni les Burséracées et les Anacardiées (1) en une seule famille sous le nom de Térébinthacées : c'est ainsi qu'en 1823 Kunth, suivant l'exemple d'Ant.-Laur. de Jussieu (1785), considérait les Burséracées comme faisant partie des *Terebinthaceae* mais en leur donnant la valeur d'une tribu, opinion admise par Aug.-Pyr. de Candolle dans le *Prodromus* (1823), par Bentham et Hooker dans le *Genera Plantarum* (1867), par Le Maoût et De Caisne

(1) Dans leur *Cours de Botanique*, MM. Bonnier et Leclerc du Sablon emploient le nom de Térébinthacées comme synonyme d'Anacardiées : il vaudrait mieux, ce semble, réserver à ce mot son acception primitive de groupe plus général.

dans leur traité de Botanique (1876), soutenue plus récemment par M. van Tieghem dans son traité de Botanique et enseignée encore par M. Flahault dans son cours de 1892-93.

Toutefois, si les Burséracées et les Anacardiées ont la même disposition des pièces florales et les mêmes caractères anatomiques (canaux sécréteurs dans le liber), elles diffèrent par un caractère parfaitement fixe : le nombre des ovules dans chaque carpelle ; il y en a deux chez les Burséracées, un seul chez les Anacardiées. Les Rutacées possédant des organes sécréteurs internes, une fleur à androcée généralement diplostémone et un ovaire pluriloculaire renfermant normalement plus d'un ovule par carpelle, il a été tout naturel d'en rapprocher les Burséracées ; aussi n'est-il pas étonnant que MM. Léon Marchand en 1869 et Engler en 1882 (*Flora brasiliensis*, XII) qui admettaient les Burséracées comme famille, y aient incorporé les Amyridées. Du reste, dès l'année suivante, Engler dans les *Monographiæ Phanerogamarum*, IV (1883) les en exclut, mais en conservant dans les Burséracées le genre *Ganophyllum* et en continuant de les situer au voisinage des Anacardiées. En 1896, dans les *Pflanzenfamilien*, et en 1898 dans le *Syllabus der Pflanzenfamilien*, ce même auteur rejette le genre *Ganophyllum* et place les Burséracées dans la série des Géraniales tandis qu'il range les Anacardiées dans les Sapindales.

Depuis lors, Engler a créé (1) deux genres nouveaux, *Porphyranthus* et *Canariastrum* pour des plantes incomplètes de Zenker ; nous avons montré (2), d'après les échantillons recueillis par M. Aug. Chevalier, que le genre *Porphyranthus* ne saurait être une Burséracée ; quant au genre *Canariastrum*, nous ne le connaissons que par la description.

Nous avons également indiqué (3), à la suite de l'étude d'échantillons-types, que le *Sorindeia trimera* d'Oliver devait être incorporé au genre *Pachylobus*, sous le nom de *Pachylobus trimerus* Guillaumin, mais que, par contre, le *Pachylobus dahomensis* devait être rejeté dans les Anacardiées.

(1) *Botanische Jahrbücher*, XXVI, 1899.

(2) Morot, *Journ. de Bot.*, 1908.

(3) *Ibid.*, 1909.

Il nous a semblé (1) également difficile d'admettre la fusion du genre *Dacryodes* avec le genre *Pachylobus* et l'on ne trouve aucun caractère différentiel bien tranché entre les *Santiriopsis* et les *Pachylobus*. En sorte que la famille des Burséracées, ainsi comprise, renferme, suivant l'ordre d'Engler, les genres suivants :

1. *Crepidospermum*,
2. *Protium*,
3. *Tetragastris*,
4. *Trattinickia*,
5. *Canarium*,
6. *Canariellum*,
7. *Pachylobus*,
8. *Dacryodes*,
9. *Santiria*,
10. *Scutinanthe*,
11. *Aucoumea*,
12. *Triomma*,
13. *Boswellia*,
14. *Bursera*,
15. *Commiphora*,
16. *Garuga*,
17. *Canariastrum* (*genus incertæ sædis* peut être voisin de *Canarium* au dire d'Engler).

A la suite de nos recherches sur l'anatomie comparée du genre *Pachylobus*, nous avons constaté qu'on pouvait, presque toujours, y reconnaître les espèces par la seule étude anatomique. La forme et la structure particulière des embryons et des jeunes plants a également frappé notre attention, de sorte que nous nous proposons ici de rechercher si l'anatomie de l'adulte et l'étude morphologique et anatomique du développement ne viennent pas indiquer certaines affinités entre les genres et jeter quelque lumière sur la classification.

Dans la première partie, uniquement descriptive, nous suivrons l'ordre des genres précédemment établi, étudiant successivement dans chaque genre :

1° Les organes végétatifs de l'adulte,

(1) *Bull. du Mus.*, 1907, n° 7, et 1908, n° 3.

- 2° La fleur,
- 3° Les fruits. noyaux et embryons,
- 4° Les germinations dans leur aspect extérieur et leur organisation interne.

Dans la seconde partie, nous tâcherons de tirer quelques conclusions intéressant la systématique anatomique et morphologique ; en comparant celles-ci à celles fort intéressantes mais malheureusement encore très élémentaires, fournies par l'étude des produits, nous nous efforcerons d'élaborer une classification vraiment rationnelle de la famille et de dégager les affinités réelles des Burséracées.

Grâce aux nombreuses collections de l'Herbier du Muséum, grâce à celles de l'Herbier de l'Afrique occidentale française recueillies par M. Aug. Chevalier, grâce enfin aux envois de nombreux correspondants, nous avons pu étudier l'anatomie de l'adulte chez près de quatre-vingts espèces ; malheureusement, quand il s'est agi de nous procurer des semences et des germinations, nous nous sommes heurtés à des difficultés souvent insurmontables, en sorte que l'étude du développement présente forcément de nombreuses lacunes que nous espérons pouvoir combler par la suite.

C'est pour nous un devoir bien agréable de remercier ici nos maîtres MM. Bonnier, professeur de Botanique à la Sorbonne, Lecomte, professeur de Phanérogamie au Muséum, et Dubard, maître de conférences à la Sorbonne et sous-directeur du Laboratoire colonial du Muséum, pour leur grande bienveillance à notre égard et les nombreux conseils qu'ils nous ont prodigués, ainsi que M. Costantin, professeur de culture au Muséum qui a bien voulu très aimablement mettre les serres du Muséum à notre disposition pour les semis dont nous avons eu besoin.

Nous sommes également très heureux de remercier pour les matériaux d'études et les renseignements qu'ils nous ont procurés, Son Excellence M. le D^r Treub, directeur de l'Institut botanique de Buitenzorg ; MM. Renouf, directeur de l'Agriculture au Punjab ; Willis, directeur de l'Institut botanique de Péradénia ; Ridley, directeur du jardin botanique de Singapoor ; Maiden,

directeur du jardin botanique de Sidney ; Haffner, directeur du jardin botanique de Saïgon ; Huber, directeur du Musée Goeldi au Para ; Evans, surintendant du jardin botanique de la Trinidad ; Rose, curateur de l'herbier national des États-Unis à Washington ; le professeur Dr Heckel, directeur de l'Institut colonial de Marseille ; Krempf, de la mission permanente d'Indo-Chine et directeur par intérim du jardin botanique de Saïgon ; Serre, vice-consul de France à la Havane ; Aug. Chevalier, sous-directeur de l'École des Hautes-Études au Muséum, chargé de missions dans l'Afrique occidentale ; Dignet, correspondant du Muséum ; de Mendonça, planteur à San Thomé ; Dr Nordmann, à Tientsin ; Brandegeë, curateur honoraire de l'herbier de l'Université de Berkeley (Californie), ainsi que MM. les administrateurs des provinces de Diégo-Suarez, Tamatave et Fénérive et le Commandant du cercle de Mœvatanana.

Nous remercions tout particulièrement le R. P. Klaine, missionnaire apostolique, qui, malgré son grand âge et les soins de son ministère, n'a pas cessé, pendant plusieurs années, de nous fournir d'abondants matériaux jusqu'au jour où, terrassé par la paralysie, il lui a été impossible de continuer ses excursions autour de Libreville.

Ce travail a été fait, partie au laboratoire de Phanérogamie du Muséum, partie aux laboratoires de Botanique de la Faculté des sciences à Paris et à Fontainebleau.

PREMIÈRE PARTIE

1. — CREPIDOSPERMUM Hooker f.

Nombre des espèces : 2.

Espèces étudiées : *C. rhoifolium* Triana et Planchon, *C. Goudotianum* Triana et Planchon.

Tige. — Chez le *C. rhoifolium* la moelle est à cellules minces mais irrégulières; le péricycle est formé d'arcs continus à cellules inégales, les unes petites, les autres très grandes; les rayons médullaires sont presque toujours unisériés et l'on trouve des sclérites disséminées par petits groupes dans l'écorce où Jadin signale quelques cristaux simples d'oxalate de calcium. Les mêmes particularités se retrouvent chez le *C. Goudotianum*, toutefois les cellules médullaires de la tige sont moins inégales et je n'ai pas trouvé de cristaux d'oxalate.

Feuille. — Dans la feuille on ne rencontre pas d'hypoderme.

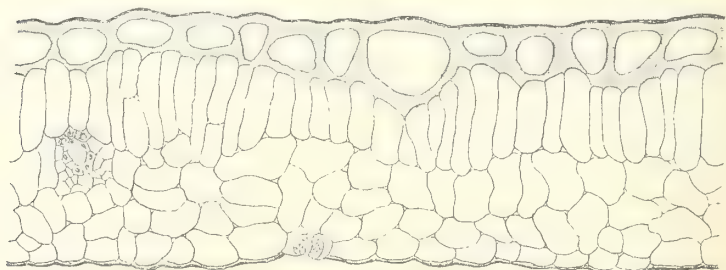


Fig. 1. — *Crepidospermum rhoifolium*. — Coupe transversale d'une foliole : Gr. 215.

mais l'épiderme est constitué par des cellules de grande dimension, tandis que celles de la couche palissadique sont peu élevées mais souvent dédoublées dans le sens de la hauteur, principalement chez le *C. Goudotianum*, où certaines d'entre elles, de taille deux ou trois fois plus grande, renferment des cristaux d'oxalate rarement groupés en mâcles.

La face inférieure est parsemée de poils affectant une forme très particulière, signalés chez les *Canarium hispidum*, *Dacryodes*

hexandra, *Santiria mollis* et *bornensis* : ils sont pluricellulaires et contournés sur eux-mêmes, ce qui leur a valu de Solereder le nom significatif de « poils en escargot ». Suivant toute vraisemblance ils sont sécréteurs.

On voit, qu'au point de vue anatomique, ces deux espèces ne diffèrent que par de très petits caractères de plus ou de moins; morphologiquement, elles sont aussi bien voisines puisqu'elles ne se distinguent que par les feuilles qui sont serretées ou non et les inflorescences qui égalent le tiers de la feuille ou à peine la moitié.

Fleur. — La fleur est du type ♂, mais il n'y a que cinq étamines alternipétales au lieu de dix en deux verticilles insérés au même niveau. Le disque est annulaire. L'avortement d'un verticille staminal est également normal chez certaines Anacardiées.

Fruit et embryon — Le fruit est drupacé, à péricarpe résineux et renferme un à trois noyaux crustacés uniloculaires. Fait unique pour la famille, mais très fréquent — on pourrait presque dire constant — chez les Anacardiées, l'embryon est courbe; les cotylédons sont entiers, incurvés, cachent presque complètement la radicule et présentent une coloration verte peu fréquente pour la famille (*Canarium Balansa*, *Bursera Simaruba*). Nous n'avons pu étudier les germinations.

En résumé, le genre *Orepidospermum* est particulièrement remarquable par son androcée et ses embryons qui tous deux rappellent certaines Anacardiées.

2. — **PROTIUM** Burmann.

Nombre des espèces : 52.

Espèces étudiées : *P. Almecega* March., *P. Beandou* March., *P. brasiliense* Engl., *P. Copal* Engl., *P. crassifolium* Engl., *P. elegans* Engl., *P. grandifolium* Engl., *P. heptaphyllum* March., *P. Icicariba* March., *P. javanicum* Burm., *P. madagascariense* Engl., *P. multiflorum* Engl., *P. obtusifolium* March., *P. reticulatum* Engl., *P. serratum* Engl.

Le genre *Protium* forme, au point de vue anatomique, un tout très homogène où l'on ne peut guère observer de variations sensibles.

Tige. — Dans la tige, la moelle est formée de cellules régulières, égales, à parois minces, les rayons médullaires sont uni ou bisériés, on rencontre de nombreux canaux sécréteurs dans le liber secondaire, les arcs péricycliques sont relativement peu épais et formés de cellules homogènes et l'écorce présente souvent des sclérites. C'est exactement les particularités qu'on rencontre chez tous les *Protium* de la section *Marignia* et les *P. heptaphyllum*, *P. multiflorum*, *P. Copal*, *P. Almerega*, *P. elegans* et *P. brasiliense*, avec cette différence que, dans cette dernière espèce, les arcs péricycliques homogènes sont réunis entre eux par de grandes cellules sclérifiées. Chez le *P. serratum*, les sclérites font défaut dans l'écorce, mais on y rencontre de grandes et nombreuses lacunes probablement sécrétrices.

Jadin (1) indique en outre dans cette espèce des canaux sécréteurs dans la moelle, mais nous n'en avons jamais observé, bien que nous ayons étudié des échantillons indiscutablement bien déterminés.

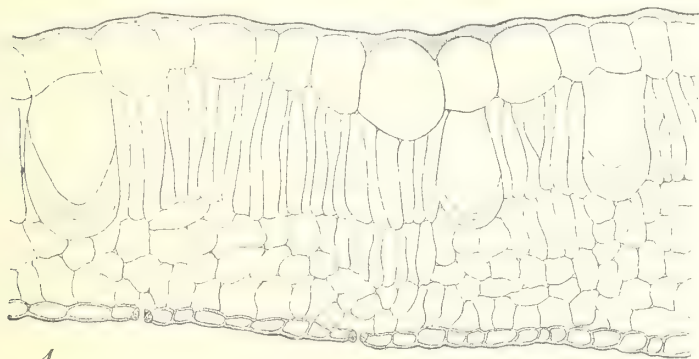
Quant à la présence ou l'absence d'oxalate en mâcles ou en cristaux simples, il ne saurait y avoir là un caractère de spécification anatomique puisque, pour deux échantillons de *P. serratum* aussi comparables que possible, l'un n'en possédait pas, tandis que les cristaux abondaient dans le second.

Feuille. — L'anatomie de la feuille, de même que celle de la tige, ne présente que des variations bien minimes d'une espèce à l'autre : jamais il n'y a d'hypoderme ; il est extrêmement rare que l'assise palissadique soit dédoublée ; encore, dans ce cas, ne forme-t-elle pas deux assises régulières continues, superposées ; il est très fréquent de rencontrer des cellules mucilagineuses dans l'épiderme supérieur, tandis que nous n'en n'avons pas remarqué à la face inférieure, on en rencontre en outre parfois dans l'assise palissadique qui présente fréquemment des cellules beaucoup plus larges, courtes et renflées contenant un cristal d'oxalate. La feuille ne présente aucune symétrie par rapport à un plan horizontal puisque le tissu palissadique ne se trouve qu'à la face supérieure ; c'est donc à tort que Stépowski (2) l'a qualifiée de bifaciale.

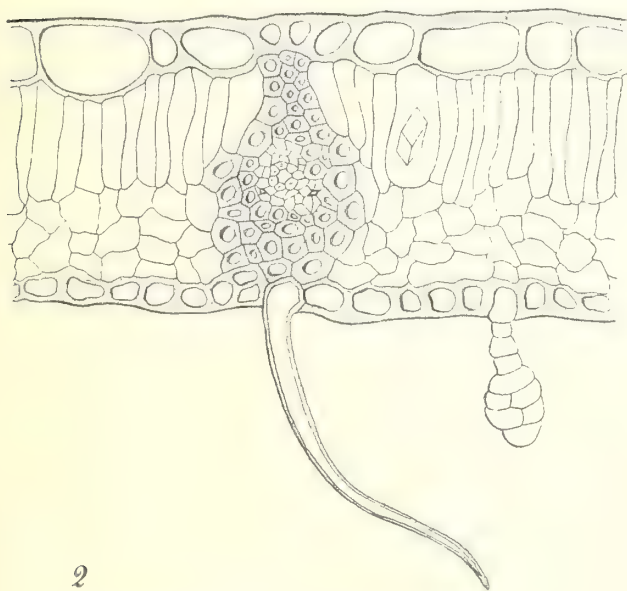
(1) *Journ. de Bot.*, 1893.

(2) *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die oberirdischen vegetations-*

La feuille du *P. reticulatum* présente un épiderme supérieur à cellules toutes grandes mais peu épaisses et un épiderme inférieur papilleux : c'est la seule espèce de *Protium* chez qui nous



1



2

Fig. 2. — Coupes transversales de folioles de *Protium*. — 1, *P. javanicum*
2, *P. serratum*; Gr. 215.

avons observé cette particularité, elle est du reste assez aberrante du type du genre, à cause de son fruit déhiscent à maturité et de ses noyaux intimement juxtaposés mais non soudés entre eux.

organe der Burseraceæ. Dipterocarpeæ, und Guttiferæ mit besonderer berücksichtigung der Sekretbehälter, 1905.

La feuille du *P. crassifolium* est absolument comparable à celle du *P. reticulatum* sauf le manque de papilles à l'épiderme inférieur, tandis que le *P. Iricariba* présente souvent un dédoublement partiel de l'assise palissadique.

Les *P. Almecega*, *Copal*, *elegans*, *grandifolium* et *heptaphyllum* sont également dépourvus de cellules mucilagineuses, tandis qu'on en rencontre dans l'épiderme supérieur de tous les *Protium* de la section *Marignia* et dans la couche palissadique du *P. javanicum*.

Nous avons rencontré des lacunes probablement sécrétrices dans le mésophylle de la feuille du *P. brasiliense*. Au sujet de cette espèce, nous ferons remarquer que C. de Candolle (1) a décrit avec figure à l'appui « des faisceaux (intramédullaires) formant un anneau interne fermé, orienté à contre-sens » dans le pétiole de la feuille des *Icicopsis* (*Protium*) *brasiliense* Engl. et *insigne* Engl. Tout d'abord cela semble être une particularité bien étrange pour le genre car, comme nous le montrerons par la suite, il n'existe de faisceaux médullaires que dans les genres à fleur du type 3. Nous avons du reste vérifié les dires de C. de Candolle sur les échantillons vus et cités par Engler dans les *Monographie Phanerogamarum* IV, p. 70, comme constituant les types de l'espèce créée par lui et nous n'avons rien rencontré ressemblant, de près ou de loin, à un anneau libéro-ligneux médullaire orienté à contre-sens; nous n'avons pu étudier anatomiquement le pétiole et le pétiolule du *P. insigne*, mais il nous semble bien peu probable qu'il puisse présenter la particularité indiquée par C. de Candolle.

Le limbe des feuilles est souvent garni de longs poils tecteurs plus ou moins crochus (*P. Almecega* et *serratum*, *P. Spruceanum* d'après Solereder). Nous avons en outre observé des poils capités sur la face inférieure de la feuille de *P. serratum*.

Fleur. — On sait que la fleur est gamosépale, dialypétale, du type 4-5 avec anneau nectarifère intrastaminal. Il est extrêmement rare que ce dernier avorte totalement dans la fleur ♂. En coupe transversale, dans une fleur ♂ l'anneau nectarifère présentait sur ses deux faces un tissu nectarifère non papilleux.

(1) *Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones* (Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, XXVI, 1879).

abondamment pourvu de stomates, tandis que la partie médiane n'était constituée que par un parenchyme quelconque : il n'y avait aucun vaisseau.

L'ovaire présente 4-5 loges à 2 ovules chacune; le rudiment d'ovaire de la fleur ♂ du *P. javanicum* ne présente aucune trace de loges : au centre se trouve un très gros faisceau libéro-ligneux, tandis que les faisceaux périphériques correspondant aux faisceaux carpellaires sont uniquement parenchymateux.

Fruit. — Le fruit est drupacé à 4-5 noyaux, libres les uns des autres, mais parfois intimement juxtaposés (*P. reticulatum*), à une seule loge chacun; à maturité la partie non ligueuse est indéhiscence, rarement à déhiscence septicide. Il semble donc qu'à ce point de vue le genre *Protium* constitue un passage entre les genres à fruits déhiscents et ceux à fruits indéhiscents, car on ne trouve aucune différence générique entre les 2 groupes de *Protium* qui puisse justifier un démembrement du genre.

Embryon et germination. — Nous avons pu étudier le développement du *P. javanicum* grâce à des semences que nous a envoyées Son Excellence le Dr. Treub.

Le noyau s'ouvre suivant une ligne longitudinale se confon-

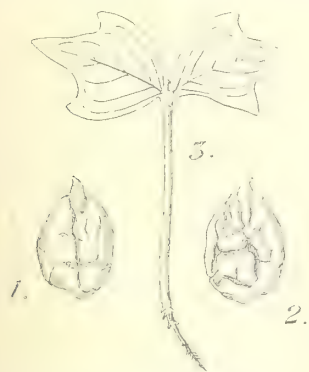


Fig. 3. — *Protium javanicum*. — 1, embryon de face $\times 3$; 2, embryon de dos $\times 3$; 3, cotylédons dépliés : Gr. nat.



Fig. 4. — Germination de *Protium javanicum*.

dant avec son grand axe, les cotylédons sont presque sessiles, minces, foliacés, plissés, et ne verdissent qu'en sortant de terre,

— c'est dire qu'ils sont épigés (1) Ils ne sont pas divisés jusqu'à leur base (composés) comme chez les *Garuga*, *Canarium*, *Bursera*, mais présentent seulement trois lobes triangulaires très nets ; il y a 5 nervures partant de la base du limbe, et s'anastomosant à leur extrémité ; la nervure médiane présente seule des ramifications pennées dans sa partie supérieure.

Les premières feuilles sont à 3 folioles, l'impaire étant la plus

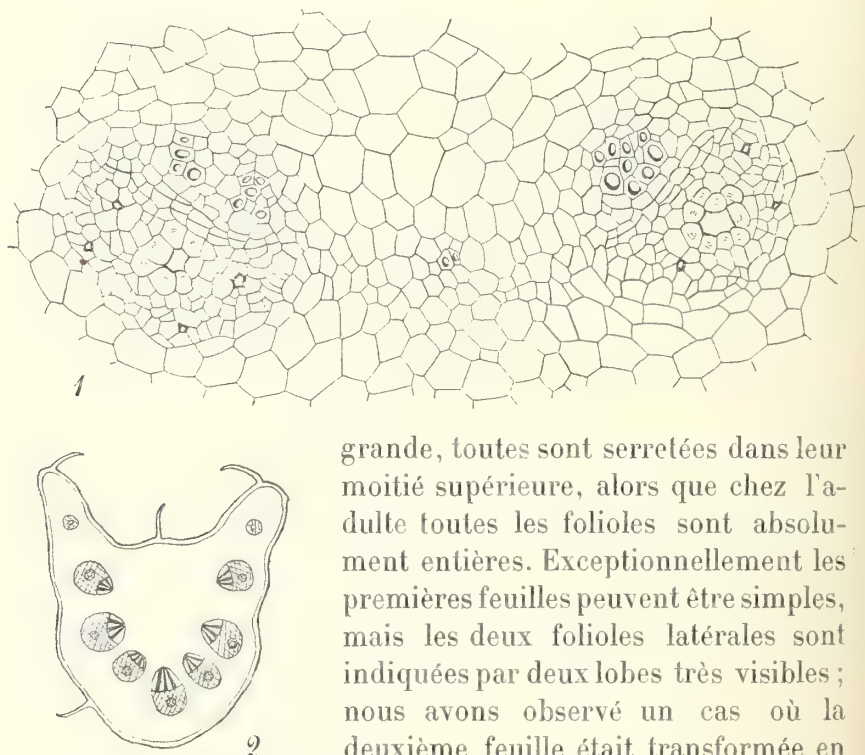


Fig. 5. — *Protium javanicum*. — 1, coupe transversale d'un jeune pétiole cotylédonaire montrant deux faisceaux libéro-ligneux et, entre eux, un faisceau de bois primitif en voie de disparition : Gr. 245 ; 2, schéma de la coupe transversale du pétiole de la première feuille : Gr. 40.

grande, toutes sont serretées dans leur moitié supérieure, alors que chez l'adulte toutes les folioles sont absolument entières. Exceptionnellement les premières feuilles peuvent être simples, mais les deux folioles latérales sont indiquées par deux lobes très visibles ; nous avons observé un cas où la deuxième feuille était transformée en deux ascidies successives disposées en chapelet.

La phyllotaxie des premières feuilles paraît assez variable, car elles sont tantôt franchement alternes, tantôt insérées au même niveau, mais dans ce cas, l'une des feuilles commence à se développer avant l'autre, car elles sont faussement opposées.

(1) Les cotylédons sont toujours épigés chez les Burséracées.

Jamais il n'y a de stipules, tous les *Protium* en sont du reste dépourvus.

L'axe hypocotylé jeune présente 10 faisceaux et dans sa partie supérieure on rencontre à la fois la structure alterne et la structure superposée sans vaisseaux intermédiaires : cette disposition peut se suivre jusque dans le pétiole des cotylédons de germinations relativement âgées (quand les cotylédons sortis de terre sont dépliés, avant l'apparition de la première feuille).

Sur le pétiole cotylédonaire, de même que sur la tige jeune, on rencontre des poils tecteurs unicellulaires allongés et des poils capités analogues à ceux de la face inférieure du *P. serratum*.

L'assise subéro-phellodermique de la tige se forme de bonne heure dans la couche sous-hypodermique et fonctionne déjà quand il y a deux feuilles ; à ce moment, le péricycle est déjà sclérifié. L'oxalate se dépose en cristaux et en mâcles dans l'écorce ; nous avons vu précédemment qu'il y subsistait à l'état adulte.

Le pétiole de la première feuille présente, non pas un cercle de faisceaux comme chez l'adulte, mais seulement un arc largement ouvert à sa partie supérieure. La structure du limbe est comparable à celle de l'adulte ; toutefois il existe sur la face supérieure quelques poils tecteurs comme sur la jeune tige et les cristaux d'oxalate manquent dans le tissu palissadique qui ne possède pas, par suite, les énormes cellules renflées dont nous avons parlé.

En résumé, le genre *Protium* est caractérisé par la forme des cotylédons, le fruit et les noyaux.

3. — TETRAGASTRIS Gärtner.

Nombre des espèces : 3.

Espèce étudiée : *T. balsamifera* Ktze.

Tige. — Chez le *T. balsamifera*, la moelle est à cellules minces, petites quoique de taille inégale, les arcs scléreux péricycliques

sont continus et formés de petites cellules régulières et il n'y a pas de sclérites dans l'écorce, mais celle-ci présente d'assez nombreuses cavités sécrétrices. Nous n'avons trouvé de l'oxalate qu'en cristaux simples, peu nombreux, localisés seulement dans l'écorce; Jadin en a signalé en outre dans les plus grandes cellules de la moelle.

Feuille. — Le pétiole est entouré, sur une face seulement, d'une couche subéreuse assez épaisse et présente les mêmes caractéristiques que la tige; Stépowski y signale dans le parenchyme de nombreuses cellules mucilagineuses que nous n'avons pas observées.

Le limbe ne présente pas d'hypoderme, l'assise palissadique ne comprend qu'une seule couche et nous n'avons observé ni cellules mucilagineuses ni poils. C'est également à tort que Stépowski appelle une telle feuille bifaciale puisque les deux faces ne présentent entre elles aucune symétrie; il applique du reste ce qualificatif aux feuilles de toutes les Burséracées qu'il a étudiées alors qu'aucune ne l'est réellement; il veut probablement exprimer par ce mot qu'il existe des stomates sur les deux faces du limbe, mais là encore le terme serait inexact puisqu'il y a une très grande différence entre le nombre des stomates des deux faces.

Fleur. — La fleur est du type 5, souvent incomplet par avortement d'une pièce à chaque verticille du périanthe et des deux pièces correspondantes dans l'androcée, c'est dire que celui-ci est diplostémone. Les pétales sont soudés sur la moitié de leur longueur environ, le disque est un anneau épais englobant à son intérieur un ovaire massif à style nul, présentant 5-3 loges biovulées.

La soudure des pétales entre eux est remarquable, d'autant plus qu'elle est très rare chez les Burséracées. *Trattinickia* qui a la fleur du type 3 et, parmi les genres à fleur du type 5, *Commiphora* et *Garuga*, encore ces deux derniers genres présentent-ils un mode d'organisation florale très différent, le calice, la corolle, et l'androcée étant, tous trois, soudés entre eux à leur partie inférieure, et tapissés par le disque non en forme d'anneau).

Fruit et embryon. — Le fruit des *Tetragastris* est drupacé,

indéhiscent à 3-3 noyaux ligneux uniloculaires distincts et libres les uns des autres; dans chacun de ceux-ci se trouve un embryon unique (1) à radicule courte, à cotylédons entiers, non plissés, épais, hémisphériques, absolument bourrés d'une huile limpide, aromatique, jaune clair, exsudant à la moindre blessure.

Ces cotylédons ni repliés, ni plissés, sont exceptionnels pour la famille des Burséracées et rappellent d'assez loin chacun des lobes ou plutôt des pyramides cotylédonaires des *Pachylobus*. A maturité, il y existe déjà des faisceaux libéro-ligneux en formation et des canaux sécréteurs libériens.

Le seul autre genre de Burséracées ayant des cotylédons non plissés est, comme nous l'avons vu, le *Crepidospermum*, mais l'embryon est courbé dans son ensemble, ce qui rappelle certaines Anacardiées; il est par ailleurs parfaitement distinct du *Tetragastris* à cause de sa corolle dialypétale, de son androcée isostémone et de son ovaire à style développé, sans parler de la forme du disque.

En résumé, le genre *Tetragastris* est particulièrement remarquable par sa corolle et son embryon.

4. — TRATTINICKIA Willdenow.

Nombre des espèces : 4 (2).

Espèces étudiées : *T. burseræfolia* Mart., *T. rhoifolia* Willd.

Tige. — Chez le *T. burseræfolia*, la moelle est formée de cellules homogènes, non sclérifiées, tandis que chez le *T. rhoifolia* la zone externe de la moelle est constituée par des cellules allongées fortement sclérifiées et la zone interne par des cellules régulières mais sclérifiées par plages.

(1) Engler a observé dans certains cas le développement complet des deux ovules d'une même loge.

(2) Nous ne considérons le *Trattinickia Schwackeana* Glaziov (*nomen*) que comme une variété du *T. burseræfolia*, caractérisée : 1° par les pédicelles floraux égalant toute la fleur et non le calice seulement; 2° par l'acumen des folioles atteignant 2 centimètres au lieu d'être très court ou même nul; 3° par les veinules saillantes au lieu d'être non saillantes.

Jadin indique des cellules médullaires scléreuses réunies par masses chez le *T. burseræfolia* mais sans parler de la zone externe

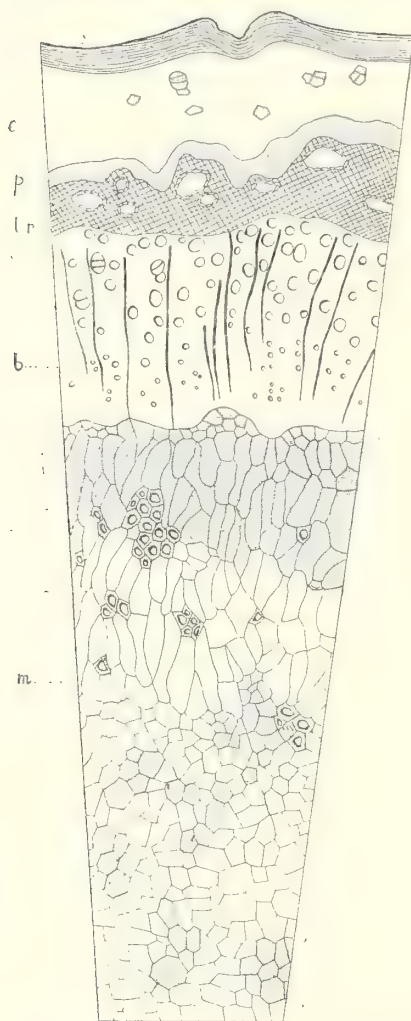
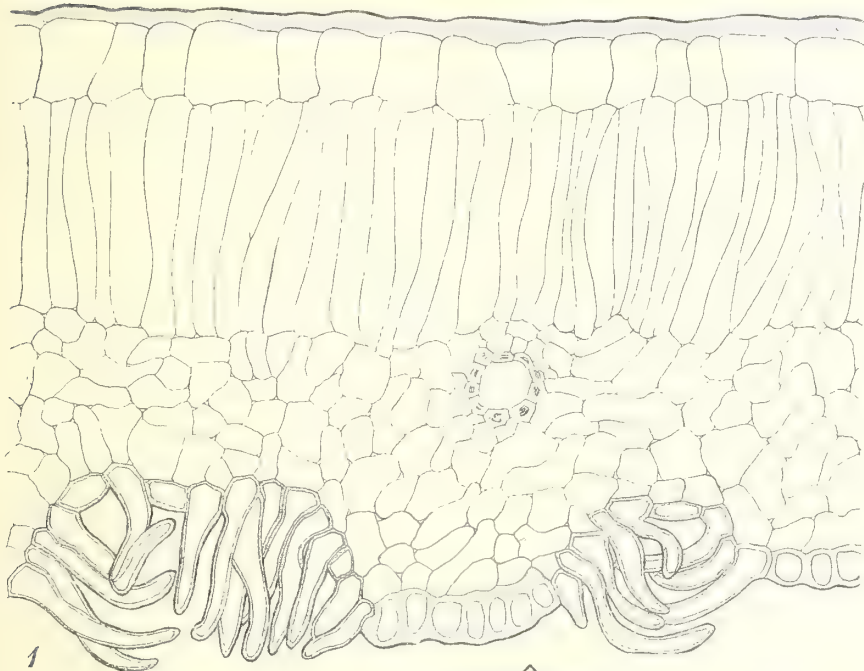


Fig. 6. — *Trattinickia rhoifolia*. — Coupe transversale de la tige. — e, écorce; p, péricycle; b, bois; m, moelle présentant deux sortes de cellules, des fibres et des sclérites : Gr. 20.

de la moelle : ce caractère serait-il variable puisque nous n'avons justement pas trouvé de cellules médullaires scléreuses dans cette espèce, ou bien y aurait-il erreur de détermination de l'échantillon étudié ?

Si dans les deux espèces les rayons médullaires sont très nombreux et unisériés, par contre les arcs scléreux péricycliques sont formés de cellules régulières chez le *T. burseræfolia* tandis qu'on en rencontre à la fois de petites et de grandes chez le *T. rhoifolia*. Il existe des sclérites corticales chez ces deux espèces, mais elles sont localisées surtout dans la partie interne chez le *T. burseræfolia*. Solereder, le premier, a signalé la présence de fibres filiformes dans le liber primaire et nous les avons également observées. Jadin n'avait rencontré dans la tige que de rares cristaux simples d'oxalate; nous n'en avons pas vu dans la tige mais ils étaient très nombreux dans le pétiole.

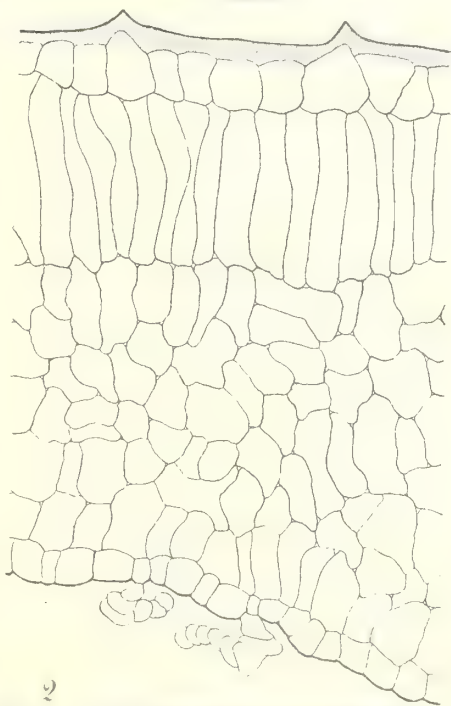
Feuille. — Le pétiole et les pétiolules présentent dans la moelle des faisceaux libéro-ligneux orientés à contre-sens (le bois en dedans et le liber à l'extérieur) qui manquaient dans



1

la tige, pourvus comme les faisceaux normaux de canaux sécréteurs libériens.

Le limbe, de même que la tige, montre des différences spécifiques très marquées suivant les espèces que nous avons étudiées : la face inférieure est presque dépourvue de poils, sauf sur les nervures, mais garnie de protubérances papilleuses chez le *T. burseræfolia*, tandis que l'épiderme inférieur est creusé de nombreuses cryptes largement ouvertes et abondamment revêtues de petits poils crochus unicellulaires chez le *T. rhoifolia* ; ces



2

Fig. 7. — Coupes transversales de folioles de *Trallinickia*. — 1, *T. rhoifolia* ; 2, *T. burseræfolia* : Gr. 215.

cryptes, à l'œil nu, donnent à la face inférieure du limbe un aspect aréolé très particulier.

Bien qu'on ait, nous ne savons pourquoi, signalé les Burséracées comme prédisposées à offrir des domaties, on ne saurait considérer les cryptes pilifères de la feuille du *T. rhoifolia* comme des repaires d'Acariens, ainsi qu'il en existe chez les Diptérocarpées, par exemple, car elles se trouvent trop régulièrement disposées et manquent à l'aisselle des nervures latérales et le long de la nervure médiane où les domaties se forment en général.

Nous avons rencontré en outre des poils « en escarbot » identiques à ceux des *Crepidospermum* sur l'épiderme inférieur du *T. burseraefolia* seulement ; en dehors de ces particularités, propres à chaque espèce, nous avons constaté que l'hypoderme manquait toujours et que la couche palissadique ne comprenait qu'une assise de cellules très allongées.

Blenk, cité par Solereder, aurait constaté ce fait étrange que les cellules palissadiques ne renfermeraient que très peu de grains de chlorophylle.

Fleur. — N'ayant eu à notre disposition que des fleurs sèches, nous n'avons pu en poursuivre l'anatomie détaillée, toutefois chez le *T. Schwackeana* nous avons pu constater que le tissu conducteur du tube pollinique formait dans le style une masse unique, centrale, limitant une cavité circulaire ; nous n'avons pu cependant étudier la disposition des cellules conductrices.

La fleur est du type 3 et possède un disque nectarifère épais intrastaminal, le style est très court mais distinct ; il est à remarquer que les pétales sont soudés entre eux jusqu'à une certaine hauteur comme chez les *Tetragastris*.

Il faut retenir, en outre, la corrélation qui existe entre la fleur du type 3 et la présence de faisceaux libéro-ligneux médullaires au moins dans certains organes, car c'est un fait absolument constant dans la famille et qui présente un très grand intérêt au point de vue d'une classification vraiment rationnelle, c'est-à-dire s'appuyant d'une façon concordante sur la morphologie aussi bien que sur l'anatomie et le développement.

Fruit et embryon. — Le fruit est une drupe ne se desséchant

pas à maturité, indéhiscence et ne renfermant qu'un seul noyau osseux, épais, pluriloculaire, formé très nettement par la soudure axiale des noyaux correspondant à chacun des carpelles.

Il n'est pas sans intérêt de comparer ces noyaux juxtaposés jusqu'à soudure intime de ceux du *Protium reticulatum* qui, tout en étant fortement serrés les uns contre les autres ne sont pourtant pas soudés, peuvent se séparer sous la pression du doigt et doivent certainement se disjoindre lorsque le fruit, tombé à terre, le péricarpe se met à pourrir.

Si la corolle campanulée, à pétales concrescents sur une longueur assez grande, rappelle le genre *Tetragastris*, les noyaux soudés en un seul l'en différencient nettement, sans parler de l'absence de faisceaux médullaires dans la feuille de ce dernier genre.

Bien que nous n'ayons pu nous procurer de germinations de *Trattinickia*, on sait que les cotylédons sont minces et courbés; la radicule longue et grêle est infléchie et rappelle quelque peu en cela les embryons entièrement courbes des *Crpidospermum* et de nombreuses Anacardiées telles que les *Euroschinus*, *Schinopsis*, *Semecarpus*, *Mauria*, etc.

5. — CANARIUM Linné.

Nombre des espèces : 144.

Espèces étudiées : *C. album* Rœusch, Mihi., *C. australasicum* F. Muell., *C. Balanæ* Engl., *C. bengalense* Roxb., *C. Boivini* Engl., *C. Chevalieri* Mihi., *C. cinereum* Mihi., *C. commune* L., *C. Kitengo* Miq., *C. Kunstleri* King. (1), *C. luzonicum* Miq., *C. Mehenbethenè* Gärtn. (a *C. moluccano* distincto !), *C. moluccanum* Bl., *C. nigrum* Engl., *C. occidentale* Chev., *C. oleosum* Engl. (= *C. microcarpum* Willd.), *C. pulchre bracteatum* Mihi., *C. Radlkoferi* Perk., *C. rostriferum* Miq., § *C. rotundifolium* Mihi., *C. rufum* A. W. Benn., *C. secundum* A. W. Benn., *C. subulatum* Mihi., *C. Thorelium* Mihi., *C. triandrum* Engl., *C. Valetonianum* Engl. ex Hochr., *C. vittatistipulatum* Mihi.,

(1) Nous n'avons trouvé aucune différence spécifique permettant de distinguer cette espèce du *C. denticulatum* Bl. qui lui est antérieur.

C. Vrieseanum Engl., *C. zeylanicum* Bl., *C. sp.* (Harmand 790), *C. sp.* (Harmand 520), *C. sp.* (Pierre 910), *C. sp.* (Pierre 4237) in Herb. mus. Paris. *C. sp.* (Klaine 2) in Herb. meo.

Si l'on compare la monographie de ce genre faite par Engler dans les suites au Prodrômus et celle, plus réduite, du Pflanzenfamilien, élaborée par le même auteur, on constate que les limites primitives du genre ont été successivement resserrées. A la suite des travaux de Jadin montrant que les différences entre les *Scutinanthe* et les *Canarium* ne consistaient pas seulement dans une différence de nombre des pièces de la fleur, mais aussi en des dissemblances anatomiques, la section *Scutinanthe* Engl. a été rétablie dans sa valeur primitive de genre; la section *Africana* Engl. a été de même restaurée à l'état de genre (*Pachylobus*) par Engler lui-même. En dernier lieu, cet auteur ne conserve donc plus que deux sections : *Eucanarium* et *Triandra*. Une observation nouvelle de M^{iss} J. Perkins (1) semble devoir détruire cette dernière section : chez le *C. carapifolium* Perk (2), elle a pu observer que le fait d'avoir 3 étamines n'était pas constant, qu'on en trouvait 4 et même 6 et qu'il n'existait par suite aucune limite entre les sections d'Engler.

Dans ces conditions le genre *Canarium* ne serait donc plus divisé qu'en 6 séries :

Étamines réunies en un disque court ou insérées en dehors du disque. Noyau osseux épais.....	1. <i>Crassipyrena</i> .
Étamines réunies en un anneau plus ou moins long, libre du disque en grande partie.....	2. <i>Monodelpha</i> .
Étamines libres, insérées autour du disque.....	3. <i>Choriandra</i> .
Étamines accolées au disque, noyau mince.....	4. <i>Tenuipyrena</i> .
Pas de disque.....	5. <i>Parvifolia</i> .
Étamines très courtes, calice urcéolé, ouvert seulement par trois petites ouvertures lobées.....	6. <i>Urceolata</i> .

(1) *Fragmenta Floræ Philippinæ*, p. 92.

(2) La créatrice de l'espèce dit que celle-ci est peut-être identique au *C. album* de Blanco et au *C. luzonicum* de Miquel, n'ayant tous deux que des diagnoses insuffisantes. Le type de Blanco n'a pas été conservé, que nous sachions, et nous n'avons jamais vu celui de Miquel qui est peut-être détruit. Comme nous l'avons indiqué (*Bull. Soc. bot. de France*, 1908, p. 616) nous avons été amenés à considérer comme type du *C. luzonicum* le n° 21 736 de Borden, et comme celui du *C. album* une plante cochinchinoise envoyée par Krempf. Celle-ci ayant six étamines, c'est donc le *C. carapifolium* Perk. qui forme le passage entre les anciennes sections *Triandra* et *Eucanarium*.

Ces séries ne semblent guère correspondre à quelque chose de réel et de nettement défini : lorsque dans la série *Crassipyrena* les étamines sont insérées en dehors du disque, quelle différence existe-t-il avec la section suivante si les filets staminaux sont réunis, ou avec la section *Chorianda* s'ils ne le sont pas? Dans la section *Urceolata* la longueur des étamines ne laisse rien présumer de la réunion ou de la liberté de leurs filets les uns par rapport aux autres, enfin la différence d'épaisseur de l'endocarpe nous paraît être surtout inhérente à l'âge des fruits conservés dans les herbiers. Il ne resterait donc comme caractères ayant une réelle valeur que la présence ou l'absence de disque et la soudure en tube ou la liberté des filets staminaux. Quoi qu'il en soit, nous nous sommes adressé pour l'étude de l'adulte à des types choisis dans chacune des séries (sauf la série *Parvifolia* qui nous a complètement manqué) afin de vérifier si celles-ci correspondaient à des différences anatomiques ou bien si les différences d'espèce à espèce, dans une même série, n'étaient pas plus importantes. Nous avons en outre étudié un grand nombre d'espèces de série incertaine.

1^{re} SÉRIE : CRASSYPYRENA Engl.

Racine. — Chez le *C. commune*, la racine adulte présente de larges vaisseaux dans lesquels nous avons pu observer de nombreux thylls obstruant complètement leur lumière, le liber contient de fréquents canaux sécréteurs de grand diamètre et quelques fibres sclérifiées ; dans l'écorce, peu épaisse, on observe de très nombreuses plages scléreuses l'occupant presque en entier ; dans aucun tissu n'existait d'oxalate sous une forme ou sous l'autre.

Chez les *C. Boivini* et *C. zeylanicum*, l'anatomie de la racine est identique sauf que les plages scléreuses de l'écorce sont remplacées par un anneau régulier continu.

Tige. — Chez le *C. commune*, la moelle est formée de cellules minces, régulières, et contient de volumineux faisceaux anormaux disposés régulièrement en cercle à la périphérie, le péri-cycle forme un anneau scléreux continu et non une série d'arcs juxtaposés et contigus : les cellules y sont particulièrement

dissemblables, les unes étant petites et polygonales, les autres très grandes et à contour arrondi sans forme nettement définie. Dans l'écorce, les sclérites sont très peu nombreuses, assez petites et à section circulaire.

Le *C. zeylanicum* présente une structure de la tige absolument

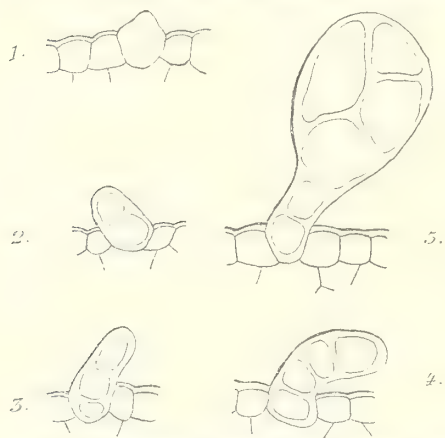


Fig. 8. — Formation d'un poil capité d'une jeune feuille de *Canarium oleosum* : Gr. 215.

identique, par contre le *C. secundum* est très différent : la moelle est constituée par des cellules homogènes présentant trois régions : au centre une partie non sclérifiée, autour de celle-ci une seconde complètement sclérifiée, englobée elle-même dans une troisième, comparable à celle du centre et renfermant les faisceaux anormaux, par

suite disposés suivant un cercle régulier.

Dans le liber, il n'y avait pas trace de fibres lignifiées, le péri-cycle sclérifié était continu mais festonné et formé de cellules régulières et les nombreuses sclérites corticales étaient réunies par petits groupes de 6 à 10. L'oxalate était en mâcles dans la moelle et le liber, en cristaux simples dans le péri-cycle et les sclérites corticales.

Chez le *C. Boirini*, la moelle est mince et non sclérifiée comme chez les *C. commune* et *C. zeylanicum*, mais les cellules y diffèrent beaucoup de taille, les faisceaux médullaires sont tantôt en cercle, tantôt dispersés irrégulièrement, et cela dans un même rameau, ce qui prouve que leur disposition ne saurait avoir aucun intérêt pour une classification anatomique des espèces.

Le péri-cycle est identique à celui des *C. commune* et *C. zeylanicum* et l'écorce présente des sclérites et des mâcles d'oxalate.

Chez le *C. Balsam.*, la moelle est, comme dans l'espèce précédente, formée de cellules homogènes et les faisceaux anormaux y sont disposés en cercle, mais on trouve en outre un grand nombre de canaux sécréteurs non accompagnés de bois et de

liber et presque toutes les cellules contiennent un gros cristal d'oxalate; les arcs péri-cycliques sont à cellules dissemblables et les sclérites manquent complètement dans l'écorce où l'oxalate est peu nombreux.

Nous croyons devoir également rapporter à cette série la nouvelle espèce malgache que nous avons récemment décrite (1) sous le nom de *C. pulchre bracteatum*. La structure y diffère peu des précédentes espèces, toutefois les cellules de la moelle sont homogènes et, à l'intérieur de l'anneau régulier de faisceaux anormaux, s'en trouvent d'autres disséminés sans ordre: le péri-cycle est formé de cellules dissemblables et les sclérites corticales sont fort nombreuses.

Feuille. — Le pétiole et les pétiolules présentent une organisation en tout identique à celle de la tige y compris les faisceaux anormaux.

Le limbe n'est jamais pourvu d'hypoderme et l'assise palissadique est unique, les plus petites nervures possèdent leur canal sécréteur libérien comme dans tous les autres genres de Burséracées. Le *C. secundum* ne présente de particulier que l'absence complète d'oxalate et la présence à la face inférieure de petits poils raides unicellulaires; chez le *C. Boivini*, il existe de nombreuses cellules mucilagineuses dans l'épiderme supérieur et la couche palissadique est simple, les cellules mucifères, peu nombreuses, étant seules dédoublées. Chez le *C. pulchre bracteatum*, l'épiderme supérieur est également mucilagineux et l'épiderme inférieur est revêtu de poils allongés, droits, multicellulaires.

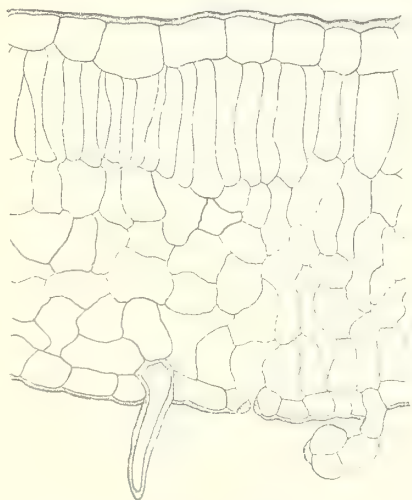


Fig. 9. — *Canarium secundum*. — Coupe transversale d'une foliole : G. 215.

(1) *Notulæ systematicæ*, I, p. 76.

Tandis que dans toutes ces espèces les pétioles étaient cylindriques comme le pétiole au-dessus du renflement moteur, chez le *C. Balansæ* ils forment une sorte de gouttière : en coupe il y a un anneau libéro-ligneux comme d'ordinaire, mais flanqué en

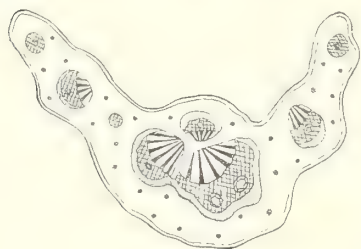


Fig. 10. — Schéma de la coupe transversale du pétiole du *Canarium Balansæ* : Gr. 23.

plus des deux côtés, dans les ailes, de deux faisceaux libéro-ligneux ne présentant rien de particulier. En dehors de cela, la feuille n'a rien de bien particulier : il n'y a pas de cellules mucilagineuses, les cellules palissadiques sont très courtes, les mâcles sont très nombreuses dans le tissu lacuneux et les stomates, localisées seulement à la face inférieure, sont légèrement enfoncées dans le tissu épidermique.

En résumé, dans cette première série les variations d'espèce à espèce sont assez considérables pour pouvoir presque distinguer celles-ci, sans toutefois s'écarter de l'organisation typique des *Canarium* caractérisée par les faisceaux médullaires se rencontrant à la fois dans la tige et la feuille.

2^e SÉRIE : MONDELPHA Engl.

Racine et tige. — Chez le *C. australasicum* et le *C. bengalense*, la structure est identique à celle du *C. commune* sauf que, dans cette dernière espèce, les tissus sont littéralement boursés d'oxalate.

Feuille. — Chez le *C. australasicum*, la structure du limbe n'offre rien de bien particulier, mais l'épiderme supérieur est formé de cellules à parois minces, allongées dans le sens de la hauteur, et la couche palissadique est parfois dédoublée mais jamais d'une façon continue ; il existe des cristaux dans la zone lacuneuse.

Chez le *C. bengalense*, c'est sensiblement la même chose, mais les cellules de l'épiderme supérieur ne sont pas allongées, la couche palissadique n'est jamais partiellement dédoublée, l'oxalate du tissu lacuneux est en mâcles au lieu d'être en cris-

taux et l'épiderme inférieur porte des poils courts et unicellulaires.

On voit que dans les deux espèces de cette série que nous avons étudiées, il n'y a aucune différence anatomique nettement marquée avec les espèces de la série précédente; bien plus, les espèces de la première série diffèrent souvent plus entre elles qu'avec celles de la deuxième; l'étude d'autres espèces montrera qu'il en est de même pour les autres séries.

3° SÉRIE : CHORIANDRA Engl.

Chez les *C. oleosum* (*C. microcarpum*) et *villosum* la structure de la tige est identique à celle du *C. Balansæ* et celle du limbe de la feuille n'en diffère que par la présence de cellules mucilagineuses dans l'épiderme supérieur; quant aux pétioles, ils sont circulaires comme d'ordinaire.

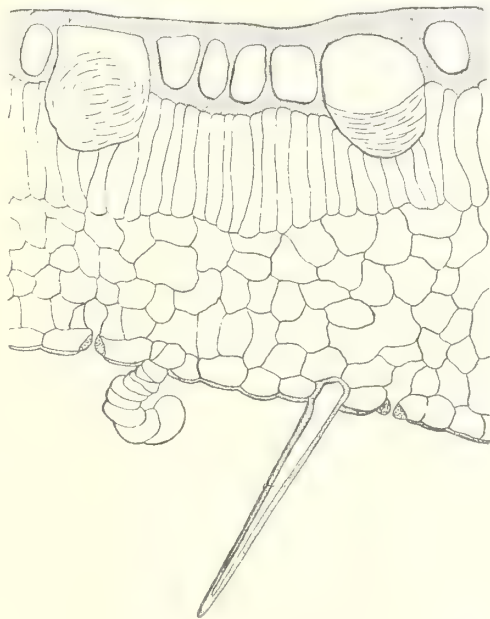


Fig. 11. — *Canarium villosum*. — Coupe transversale d'une foliole : Gr. 215.

4° SÉRIE :

TENUIPYRENA Engl.

Chez le *C. rostriferum*, la moelle est homogène et à cellules minces comme chez le *C. commune*, mais les faisceaux anormaux sont disposés sans ordre, la couche scléreuse péricyclique n'est pas en anneau continu mais formée d'une série d'arcs fibreux à cellules très hétérogènes, les sclérites sont rares dans l'écorce et disséminés de-ci, de-là. L'oxalate fait presque complètement défaut.

Rien de particulier dans la feuille.

Les espèces de la 5^e SÉRIE : PARVIFOLIA Engl. nous ont complètement fait défaut.

6^e SÉRIE : URCEOLATA Engl.

Le *C. Vrieseanum* ne présente guère de particularités anatomiques remarquables, toutefois l'épiderme supérieur de la feuille est formé de grandes cellules à parois épaisses entremêlées de cellules plus grandes encore, vraisemblablement mucilagineuses, le tissu palissadique, formé d'une seule couche, renferme quelques mâcles de petite taille, mais on n'en rencontre pas dans le tissu lacuneux. A la face inférieure, sur les nervures, se rencontrent quelques poils droits, lignifiés, unicellulaires.

Le *C. triandrum* dont Engler fait, comme nous l'avons dit, le type d'une section distincte que ne saurait justifier la morphologie depuis les observations récentes, présente un certain nombre de particularités spéciales : la moelle, formée de cellules de taille régulière, présente d'abondantes plages de cellules entièrement sclérifiées et montrant de fines canaliculations rayonnant autour du centre comme dans les noyaux ligneux (ceux des *Canarium* par exemple), mais ces plages scléreuses ne forment pas de zones concentriques comme chez le *C. secundum* ; le péricycle, très mince, est à peine festonné et constitué par des cellules très dissemblables ; dans l'écorce il existe des sclérites disséminées çà et là, mais pas d'oxalate.

La feuille présente des stomates sur les deux faces, l'épiderme est dépourvu de cellules mucilagineuses ; l'assise palissadique est, comme d'ordinaire, à une seule couche et l'on ne trouve que quelques poils unicellulaires sclérifiés sur la face supérieure de la nervure médiane.

ESPÈCES DE SÉRIE INDÉTERMINÉE.

Tige. — Le *C. Kitengo* présente une moelle à cellules régulières non sclérifiées, deux cercles concentriques de faisceaux anormaux, quelques fibres scléreuses dans le liber, un péricycle

en anneau formé d'arcs de petites cellules, cimentés entre eux par de grandes cellules scléreuses. Dans l'écorce on ne trouve pas de sclérites corticales mais de nombreux canaux sécréteurs. L'oxalate, déposé en mâcles, se rencontre un peu partout.

Le *C. denticulatum* (= *C. Kunstleri*) ne diffère du *C. Kitengo* que par la présence d'un cercle de faisceaux anormaux au lieu de deux, l'absence de canaux sécréteurs corticaux et la présence d'un anneau presque complet de sclérenchyme dans l'écorce ; chez le *C. luzonicum* au contraire, les sclérites corticales, quoique très nombreuses, ne forment pas d'anneau même incomplet et l'oxalate manque.

La moelle du *C. Chevalieri* est formée de cellules de taille très variable, mais les deux cercles concentriques de faisceaux anormaux et le péricycle particulier rappellent le *C. Kitengo* ; cependant il existe ici des sclérites disséminées dans l'écorce et l'oxalate manque.

Les arcs péricycliques et les sclérites corticales sont identiques chez un *Canarium* certainement nouveau que nous avons reçu du P. Klaine sous le n° 2 et que nous avons décrit (1), sans toutefois le nommer, vu l'absence de fleurs, mais au contraire du *C. Chevalieri*, la moelle est formée de cellules presque homogènes, les faisceaux y sont disséminés sans ordre et il existe de très nombreuses plages scléreuses dans le liber et beaucoup d'oxalate surtout en cristaux simples.

Les *C. cinereum*, *subulatum* et *vittatistipulatum* que nous

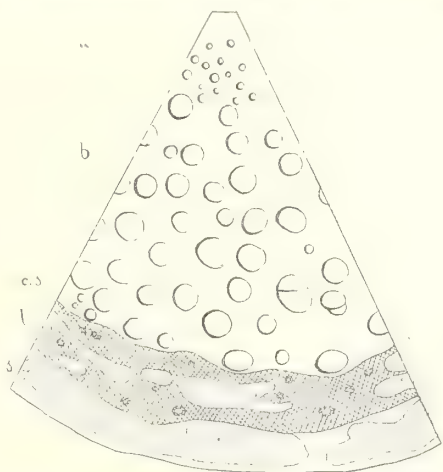


Fig. 12. — *Canarium Mehenbethene*. — Coupe transversale de la racine; b, bois; l, liber; cs, canaux sécréteurs; s, sclérenchyme; Gr. 20.

(1) Revision des Burséracées du Gabon et du Congo français (*Bull. Soc. bot. de France*, 1908, p. 267).

avons nommés, et décrits comme espèces nouvelles (1) sont extrêmement voisins au point de vue anatomique (moelle homogène, faisceaux anormaux en cercle, péricycle hétérogène, sclérites corticales), toutefois l'oxalate manque totalement chez les deux derniers, tandis qu'on en rencontre quelque peu chez

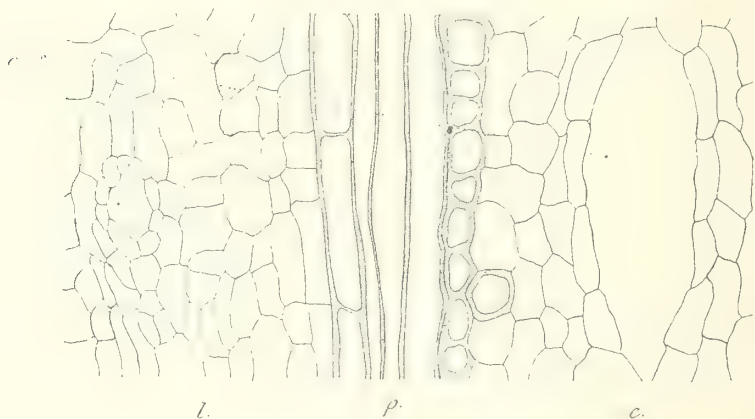


Fig. 13. — Fragment de coupe longitudinale de la tige du *Canarium Mehenbethene*. — e, partie interne de l'écorce; p, fibres péricycliques; l, partie externe du liber; cs, canaux sécréteurs corticaux et médullaires : Gr. 172.

le *C. cinereum* qui présente du reste des fibres libériennes sclérifiées.

Feuille. — La feuille présente un épiderme supérieur à grandes cellules mais dont aucune ne paraît mucilagineuse chez le *C. luzonicum*; dans l'assise palissadique se rencontrent des mâcles d'oxalate et ordinairement les cellules qui les contiennent sont divisées en deux dans le sens de la hauteur.

Chez le *C. Radlkoferi*, on rencontre des grandes cellules mucilagineuses dans l'épiderme supérieur et quelques-unes plus petites dans l'épiderme inférieur.

Le *C. Mehenbethene* (2) par son épiderme supérieur à grandes cellules dont certaines sont mucilagineuses et son assise

(1) Burséracées nouvelles ou peu connues de l'Indo-Chine (*Bull. Soc. bot. de France*, 1908).

(2) Hochreutiner (*Plantæ Bogorienses exsiccatae*, p. 58) montre qu'Engler (*Monog. Phan.*, IV, p. 149) n'a pas spécialement distingué le *C. moluccanum*, qu'il a depuis (*Nat. Pflanz.*, III, 4, p. 240) confondu avec le *C. Mehenbethene*, puisqu'il dit : « *Stipulis triangularibus vel serratis* »; à notre avis, il y a là deux espèces différentes justement à cause des stipules.

paissadique jamais dédoublée, rappelle exactement le *C. Vrieseanum*, mais l'oxalate, également en mâcles, est localisé dans le tissu lacuneux, non dans le tissu paissadique et les poils droits sclérifiés sont formés de plusieurs cellules.

Nous avons remarqué que dans le pétiole l'oxalate faisait complètement défaut au-dessus du renflement moteur mais que presque toutes les cellules étaient bourrées de mâcles au niveau de ce renflement.

Renflement moteur. — Nous avons pu, du reste, étudier en détail la structure des renflements moteurs qui se rencontrent dans la plupart des espèces du genre : par exemple *C. bengalense*, *C. Thollonicum*, *C. Schweinfurthi*, *C. album*.

Tandis qu'au-dessus de ce renflement la section du pétiole est cylindrique ou sub-cylindrique et que les faisceaux normaux sont régulièrement disposés en cercle, ou forment même un anneau continu entourant les faisceaux médullaires régulièrement rangés ou disséminés sans ordre, au niveau de celui-ci la section est déprimée ou même creusée à sa partie supérieure, tous les faisceaux sont distincts les uns des autres et normaux et anormaux sont enchevêtrés et orientés dans tous les sens, donnant presque l'impression d'une structure de Monocotylédone. La même désorganisation, si l'on peut employer ce terme, s'observe dans les renflements moteurs situés à la base du limbe des folioles de certaines espèces et à la partie supérieure du pétiole des feuilles simples de jeunes germinations. Ce dernier fait montre bien que chez ces jeunes plantes la feuille n'est pas réellement simple mais composée unifoliolée, puisque le renflement moteur n'est pas à la base comme dans un pétiole, mais au sommet comme dans un pétiolule.



Fig. 14. — Renflements moteurs. — 1, à la base du limbe d'une des premières feuilles de *Canarium commune* $\times 1/3$; 2, à la base du pétiole d'une feuille de *Canarium bengalense* $\times 1/3$.

Il serait fort intéressant d'observer, dans les pays où ces plantes sont indigènes, la physiologie de ces renflements moteurs, l'amplitude et le sens des mouvements des feuilles et des folioles et de se rendre compte si les espèces dépourvues de

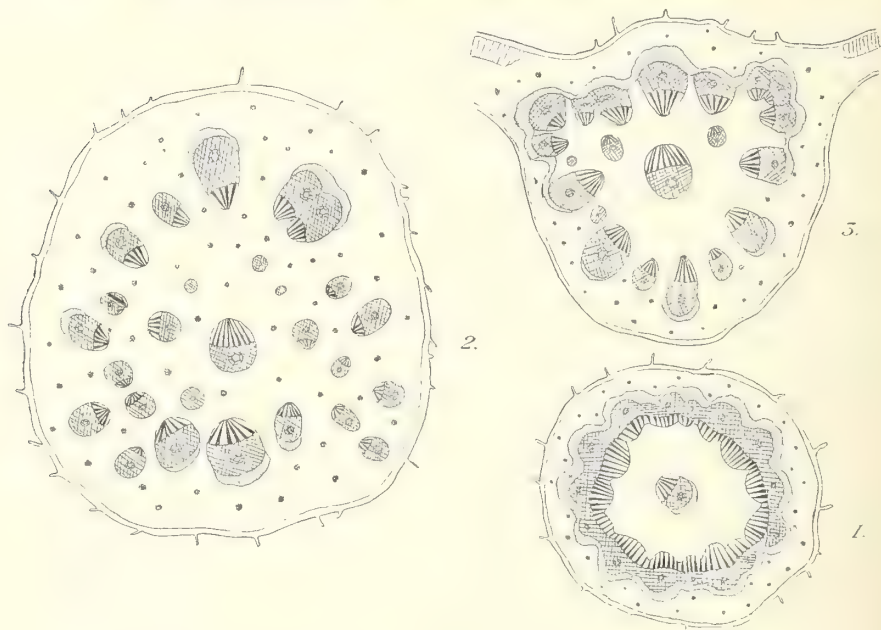


Fig. 15. — Renflements moteurs d'une jeune feuille (simple) de *Canarium commune*. — 1, pétiole au-dessous du renflement; 2, renflement; 3, base du rachis (au-dessus du renflement) : Gr. 30.

renflements ne sont cependant pas douées de quelques mouvements comme chez nombre de plantes qui sont dépourvues de renflement.

De l'étude de toutes les espèces précédentes, on tire cette conclusion que les *Canarium* forment, au point de vue purement anatomique, un groupe compact et homogène dans lequel on ne saurait distinguer de coupures : tout au plus deux espèces voisines peuvent-elles se différencier.

1° Par la constitution de la moelle;

2° Par la présence ou l'absence de fibres libériennes sclérifiées;

3° Par la disposition et la composition histologique du péri-cycle toujours sclérifié;

4° Par la présence ou le manque de cellules mucilagineuses dans l'épiderme des feuilles.

Toutefois la caractéristique bien nette du genre est de posséder dans la tige, le pétiole, les pétiolules et jusque dans les nervures médianes, des faisceaux libéro-ligneux médullaires orientés à contre-sens et que nous avons appelés pour cela « faisceaux anormaux » alors que tous les autres genres à fleur du type 3 n'en possèdent que dans la feuille.

Faisceaux anormaux. — Jadin, dans son travail sur les Térébinthacées, où il n'avait étudié que la tige, les avait signalés dans vingt-sept espèces; on les a mentionnés depuis dans beaucoup d'autres et nous les avons toujours rencontrés dans les nouvelles que nous avons décrites venant de pays les plus divers (Afrique occidentale, Congo, Madagascar, Indo-Chine), ce qui exclut toute influence due au climat ou à l'humidité. Les faisceaux anormaux dans la tige constituent donc là un caractère absolument fixe, aussi Engler l'a-t-il utilisé avec avantage dans sa classification.

On avait constaté la présence de ces faisceaux anormaux, mais sans en étudier le trajet ni l'origine; tout au plus Solereder (1) avait-il fait remarquer que ces faisceaux étaient parfois réduits à une masse parenchymateuse entourant le canal sécréteur. Hérail (2) avait signalé en outre des faisceaux anormaux chez un grand nombre de plantes de familles diverses (Composées liguliflores, Mélastomacées, Acanthacées, Campanulacées, Polygonées, etc.). Col (3), à la suite de ses recherches sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles, arrivait à cette conclusion :

« La plupart des tissus libériens et libéro-ligneux anormalement placés sont des trajets partiels de faisceaux normaux. Les plantes ayant de telles anomalies forment une série où le trajet normal de ces faisceaux est de plus en plus court. Finalement le faisceau est entièrement anormal, c'est-à-dire qu'il est surnuméraire; le nombre des plantes ayant de tels

(1) Systematische Anatomie der Dicotyledonen.

(2) Étude de la tige des Dicotylédones (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 7^e série, t. II).

(3) Sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones.

faisceaux et assez restreint. » Ce qui revient à considérer les faisceaux anormaux comme des *portions de faisceaux normaux en place anormale*.

Je me suis donc efforcé de découvrir ce qu'il en était pour le genre *Canarium*; on pouvait admettre que les faisceaux n'étaient que localement anormaux, ou qu'ils étaient devenus anormaux par résorption d'une partie de leur trajet les reliant primitivement aux faisceaux normaux, d'où deux séries de recherches parallèles consistant, la première, à suivre le trajet d'un faisceau donné pour en saisir les tenants et les aboutissants, la seconde, à observer le moment où apparaissaient ces faisceaux et à saisir leur mode de formation.

Nous avons signalé précédemment (1) les premiers résultats de ces recherches nous amenant à conclure que : *pour le genre Canarium les faisceaux médullaires sont entièrement anormaux dans le temps et dans l'espace*.

Si l'on prend, par exemple, une feuille de *C. album*, on constate que les faisceaux médullaires se terminent en pointe aveugle à leurs deux extrémités : les faisceaux diminuent d'abord de diamètre, puis sont uniquement libériens avec canal sécréteur ; ce dernier disparaît lui-même et le faisceau n'est plus représenté que par quelques cellules parenchymateuses qui disparaissent à leur tour : le faisceau anormal n'est donc pas une portion anormale d'un faisceau normal. Mais à la suite des recherches de Chauveaud (2) sur les tissus conducteurs primordiaux on a été forcé d'admettre la résorption sur place de cellules et même de cellules ayant fonctionné ; ici l'on ne saurait admettre que les faisceaux anormaux ont été d'abord en rapport avec les faisceaux normaux par une anastomose disparue, puisque nous avons pu observer leur apparition et leur différenciation dans la moelle même : des cellules médullaires, ne présentant absolument rien de particulier, se divisent en tous sens, formant un amas parenchymateux à l'intérieur duquel se forme un canal sécréteur par schizogénèse, tout comme cela a lieu dans les

(1) *Bull. du Mus. (loc. cit.)*.

(2) Voy. de nombreuses notes dans le *Bulletin du Muséum et de la Société botanique de France*, dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, les *Annales des Sciences naturelles* et la *Revue générale de botanique*, depuis 1891.

faisceaux normaux, puis le liber se différencie et les tubes criblés apparaissent, enfin le bois se forme, souvent même une gaine scléreuse enveloppe d'un manchon ce faisceau comparable par

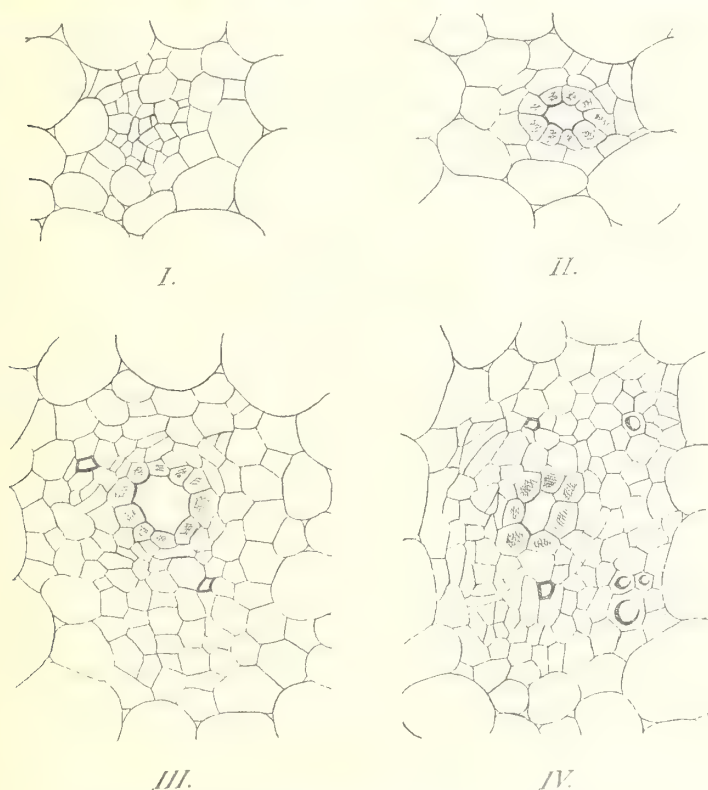


Fig. 46. — Formation d'un faisceau anormal chez les *Canarium*. — I, formation du parenchyme particulier; II, formation du canal sécréteur; III, apparition des premiers tubes criblés; IV, jeune faisceau définitivement constitué : Gr. 213.

son organisation à un faisceau normal, mais en différant essentiellement par son orientation renversée et son mode de formation. Il n'est toutefois pas sans intérêt de rappeler ici que tout le cylindre central provient d'un même groupe de cellules initiales et que, par suite, il n'existe pas morphologiquement de différence essentielle entre le tissu médullaire et le tissu libéro-ligneux.

On a pu remarquer que nous avons dit que les canaux sécréteurs se formaient par schizogenèse dans le parenchyme procambial avant toute apparition de liber et de bois; il est donc

inexact de dire que les canaux sécréteurs des Burséracées doivent



Fig. 17. — Coupe légèrement schématisée du sommet végétatif de la racine de *Canarium rufum*. — *i*, initiales; *c*, coiffe; *ap*, assise pilifère; *e*, écorce; Gr. 256.

leur origine au liber primaire : ils lui sont antérieurs, le liber ne se forme qu'ensuite, à droite et à gauche de l'espace sécréteur qu'il entoure rapidement.

Fleur. — La fleur des *Canarium* est toujours du type 3, mais comme nous l'avons dit, le nombre des étamines peut s'abaisser parfois à trois seulement ; celles-ci ont leurs filets plus

ou moins soudés entre eux à la base au moins dans la fleur ♀

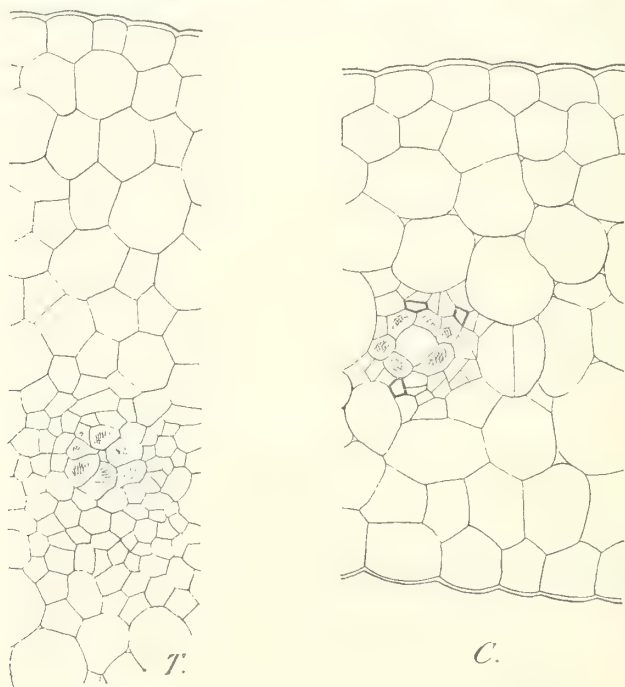


Fig. 18. — *Canarium oleosum*. — T, fragment de coupe transversale de la tige d'un embryon mûr montrant le canal sécréteur déjà formé dans le procambium; C, coupe transversale d'un des lobes du cotylédon d'une très jeune germination montrant le liber se formant autour du canal sécréteur; Gr. 215.

ou ♂. Le disque nectarifère est en anneau ou en tube plus ou

moins élevé, interne par rapport aux verticilles staminaux, souvent pourvu de dents ou creusé de sillons alternant avec les filets staminaux. Ce disque peut être presque totalement libre des étamines ou en partie soudé avec le tube staminal. Dans la fleur ♂ le disque existe rarement à l'état d'anneau ou de tube distinct mais se confond d'ordinaire avec le tube staminal; une masse centrale, souvent poilue, parfois réduite à presque rien, représente l'ovaire qui dans la fleur ♀ ou ♂ est triloculaire avec deux ovules par loge, et surmonté d'un style unique terminé par un stigmate capité.

Il convient donc lorsque l'on dit qu'une espèce a « les étamines réunies en un disque court » ou bien « qu'il n'y a pas de disque distinct », de bien spécifier si cela a lieu dans la fleur ♂ ou la fleur ♀. Pour ne prendre qu'un exemple, considérons la fleur ♂ du *Canarium littorale* (Jardin de Buitenzorg, VI, B, 93), placé par Engler dans sa troisième série *Choriandra* caractérisée par « des étamines libres insérées autour du disque ». En regardant attentivement, on voit, qu'à leur extrême base, les étamines présentent entre elles une légère coalescence représentant le tube staminal du type morphologique des *Canarium*; quant au disque nectarifère, il n'y en a pas de trace : il faudrait bien se garder de considérer comme le disque, dont elle n'occupe du reste pas la place, la masse globuleuse avec fente centrale qui n'est que le pistil rudimentaire.

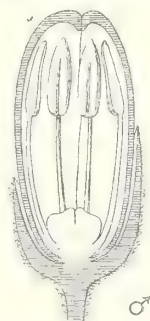


Fig. 19. — *Canarium littorale*. — Fleur ♂ coupée longitudinalement; les deux étamines antérieures sont enlevées et indiquées par un pointillé montrant la soudure des filets à l'extrême base, on voit, au centre, le rudiment d'ovaire $\times 8$.

À la suite des recherches de Bonnier (1), Burck (2), Pauchet (3), on sait que les nectaires ont un double rôle : favoriser la déhiscence des anthères et fournir des matériaux de réserve

(1) Les nectaires (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 6^e série, t. VIII, 1879).

(2) De l'influence des nectaires et autres tissus contenant du sucre sur la déhiscence des anthères (*Rev. gén. de Bot.*, XVIII, 1906).

(3) Influence du pouvoir osmotique des sucres sur la déhiscence des anthères, 1907.

utilisés dans le développement du pistil en fruit et de l'ovule en graine ; or dans une fleur ♂ on comprend que cette dernière fonction n'ait pas sa raison d'être et que, par suite, le disque nectarifère soit nul ou tout au moins plus réduit que dans la fleur ♀. Cela amènerait à penser que, chez les Burséracées, le disque nectarifère a surtout pour but de favoriser le développement du fruit.

Si l'on pratique des coupes dans les différentes pièces de la fleur, on constate une grande accumulation d'oxalate en mâcles, surtout dans le péricarpe et la présence dans ces verticilles de nombreuses et vastes lacunes cylindriques vraisemblablement sécrétrices. Les anthères présentent quatre sacs polliniques

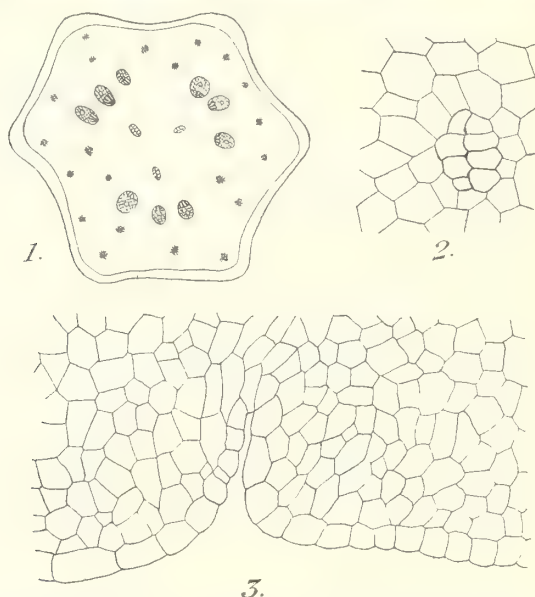


Fig. 20. — *Canarium Boivini*. — 1, coupe schématique du style : G. 40 ; 2, un cordon de tissu conducteur du tube pollinique : Gr. 215 ; 3, coupe transversale du disque : G. 215.

formant deux loges à déhiscence longitudinale ; l'assise sous-épidermique, mécanique rappelle celle des Mauves : du côté interne de chaque cellule mécanique les épaissements forment une sorte d'étoile dont les prolongements s'étendent sur les faces latérales de la cellule. Chaque grain de pollen est sphérique et ne présente pas de piquants, mais deux plis disposés en croix suivant deux méridiens.

Le disque nectarifère, non papilleux, est normalement constitué par de petites cellules. Nous n'y avons rencontré aucune dérivation vasculaire, comme cela est fréquent dans beaucoup de familles.

Dans le style, il existe autant de cordons de tissu conducteur du tube pollinique que de carpelles, c'est-à-dire trois : ce tissu, à parois non gélifiées, est compact et ne laisse en son milieu qu'une ouverture insignifiante (*C. commune*) ou nulle (*C. Boivini*). Le nombre des faisceaux du style varie avec les espèces tout en restant à peu près constant pour chacune : il y a trois groupes de trois faisceaux opposés aux cordons de tissu conducteur, chez le *C. Boivini*, tandis que chaque groupe ne comprend plus qu'un seul faisceau alternant avec les cordons de tissu conducteur chez le *C. commune*. Dans ces deux espèces, l'oxalate est déposé à l'état de mâcles.

Dans l'ovaire, les ovules sont bitegminés ; après fécondation, le suspenseur s'allonge beaucoup, enfonçant le jeune embryon jusqu'à la partie inférieure de l'albumen que celui-ci digère complètement avant sa maturité, en sorte que les graines sont sans albumen.

Fruit. — Lorsque le fruit est mûr, il est constitué par un

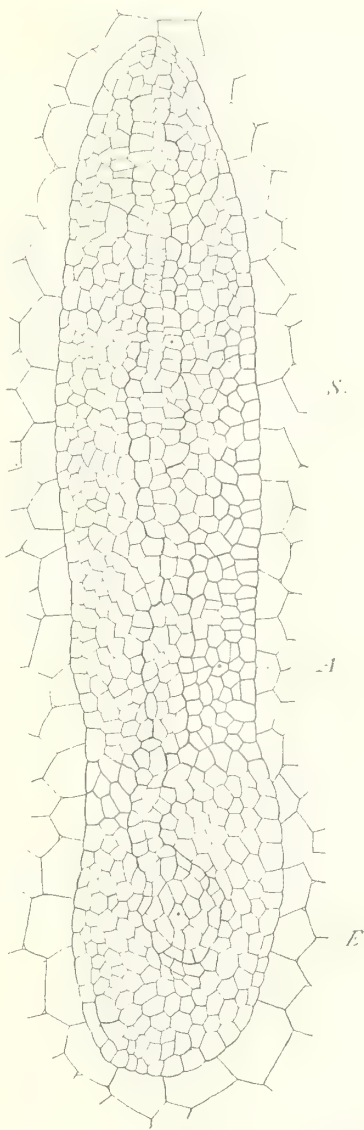


Fig. 21. — Jeune embryon de *Canarium commune*. — A, albumen ; S, suspenseur ; E, embryon : Gr. 172.

péricarpe, assez rarement orné de poils (*C. hispidum*), traversé

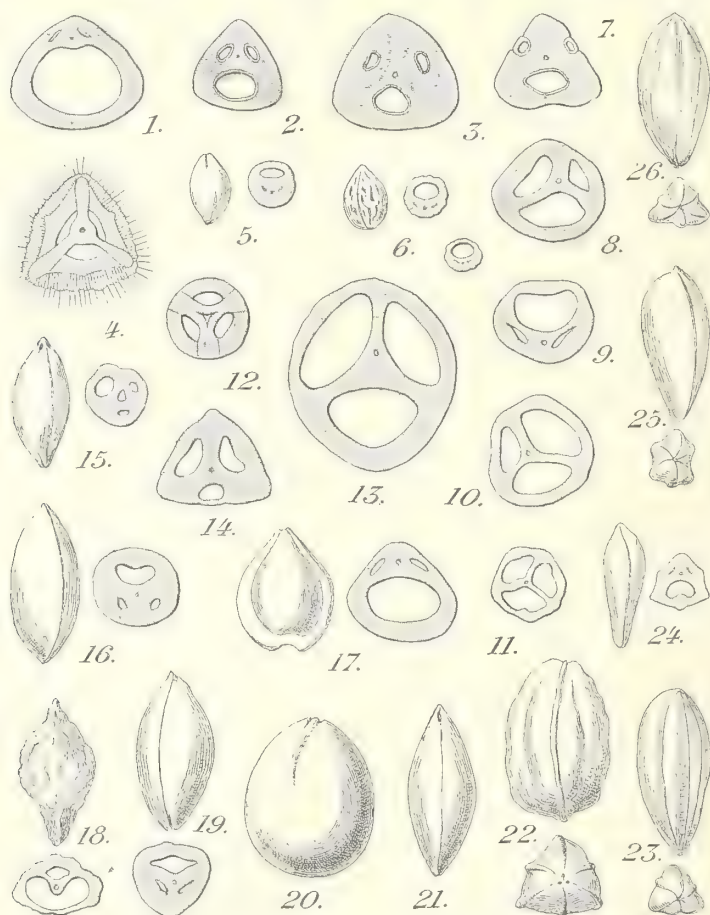


Fig. 22. — Noyaux de *Canarium*, — 1, *C. moluccanum*, coupe transversale; 2, *C. pseudocommune*, coupe transversale; 3, *C. patentinervium* var. *meizocarpum*, coupe transversale; 4, *C. hispidum*, coupe transversale du fruit; 5, *C. oleosum*, aspect extérieur et coupe transversale du noyau; 6, *C. legitimum*, aspect extérieur et coupe transversale; un peu en bas et à droite, *C. villosum*, coupe transversale; 7, *C. patentinervium* var. *genuinum*, coupe transversale; 8, 9, 10, *C. commune*, coupe transversale; 11, *C. multiflorum*, coupe transversale; 12, *C. album*, coupe transversale; 13, *C. decumanum*, coupe transversale; 14, *C. rufum*, coupe transversale; 15, *C. Kipella*, aspect extérieur et coupe transversale; 16, *C. zeylanicum*, aspect extérieur et coupe transversale; 17, *C. australasicum*, aspect extérieur et coupe transversale; 18, *C. Balansæ*, aspect extérieur et coupe transversale; 19, *C. nigrum*, aspect extérieur et coupe transversale; 20, *C. amboinense*, aspect extérieur; 21, *C. tonkinense*, aspect extérieur; 22, *C. glaucum*, aspect extérieur de face et de profil; 23, *C. Thollonicum*, aspect extérieur de face et de profil; 24, *C. occidentale*, aspect extérieur et coupe transversale; 25, *C. Schweinfurthii*, aspect extérieur de face et de profil; 26, "*M' bilo*" aspect extérieur de face et de profil: Gr. 1/3 sauf 5 et 6 Gr. nat.

en tous sens par des lacunes résinifères, et par un noyau uni-

que osseux. La forme du noyau est caractéristique pour la plupart des espèces : il peut être lisse à sa surface (*C. australasicum*, *C. album*, *C. oleosum*), ou ruminé (*C. Balansæ*, *C. legitimum*), ovoïde (*C. commune*, *C. multiflorum*) ou allongé et atténué au moins à l'une de ces extrémités (*C. Schreinfurthii*, *C. rufum*); enfin il peut présenter six côtes plus ou moins marquées (*C. hispidum*, *C. multiflorum*, *C. Schreinfurthii*, *C. occidentale*) (1).

En coupe transversale le noyau présente 3 loges : il est absolument exceptionnel qu'une loge soit complètement avortée au point de ne laisser aucune trace ; nous l'avons observé une fois chez le *C. decumanum*, deux fois chez le *C. Balansæ*; cependant chez les *C. oleosum*, *C. legitimum*, *C. villosum*, *C. paniculatum* qui ont des petits noyaux, une seule loge est développée (ce qui peut arriver chez d'autres espèces) et les deux autres sont à peine visibles et représentées seulement par une fente atteignant au plus un demi-millimètre. Il est vraisemblable qu'il en est ainsi pour toutes les espèces à petits noyaux (les quatre espèces précitées, *C. rostratum*, *C. asperum*, *C. Riedelianum*, *C. altissimum*, *C. Cunninghamii*, *C. Motleyanum*, sans doute aussi *C. longiflorum*). Il faut remarquer, en outre, que l'embryon unique, contenu dans les noyaux petits, à une seule loge développée, a toujours des cotylédons minces et à organisation différente des cotylédons épais et charnus qu'on trouve presque toujours dans les espèces à gros noyaux renfermant plusieurs loges bien développées.

Embryon. — Les embryons possèdent des cotylédons à plusieurs lobes appliqués les uns sur les autres et si contournés

(1) Les noyaux de ces deux dernières espèces sont presque identiques sauf la différence de taille. Lorsque nous avons décrit (*Bull. Soc. bot. de France*, 1908) le *C. Thollonicum*, recueilli à Modzaka (Oubanghi) par Thollon, sous le n° 19, nous n'avions pas de fruits; il existe toutefois, au Laboratoire de culture du Muséum, dans la collection de graines, des noyaux recueillis au Congo par le même collecteur sans localité précise, identiques à ceux récoltés au Gabon par le P. Klaine, en 1894, n° $\frac{2085}{35}$, sous le nom de « M'bilo » (26, fig. 22) et qu'il faut vraisemblablement rapporter au *C. Thollonicum*.

Ces noyaux sont lisses, atténués à l'une des extrémités et mesurent de 3^{cm} à 3^{cm},2 × 1^{cm},4; la coupe est triangulaire avec petites côtes arrondies aux angles et au milieu des faces. L'embryon, à cotylédons minces, plurilobés, a une forme trapézoïde et mesure 2^{cm},5 × 0^{cm},5 à une extrémité et 1 centimètre à l'autre; la radicule se trouvant au milieu du côté le plus large.

et plissés qu'il est impossible de connaître leur forme si l'on n'a pas la germination, tout au plus peut-on compter le nombre des lobes dans une coupe transversale.

La radicule, supérieure, est plus ou moins enveloppée par les cotylédons repliés vers le bas, mais son extrémité proémine toujours un peu.

De même que la forme des noyaux, celle des embryons caractérise un grand nombre

d'espèces : l'embryon est presque rectangulaire chez le *C. oleosum*, elliptique chez les *C. rufum*, *C. commune*, *C. decumanum*, etc., en forme de chrysalide de Lépidoptère chez le *C. Kipella*, la tête, le thorax et l'abdomen étant figurés par la radicule et les plis transversaux des cotylédons. Chez tous les noyaux de *C. Balansæ* que nous avons pu ouvrir, la forme de l'embryon était très différente, la tigelle était nettement distincte de la masse des lobes cotylédonaires, cette dernière présentant à son extrémité opposée à la radicule une échancrure très marquée. En outre ces embryons étaient verts, tandis que ceux de toutes les autres espèces étaient blancs.

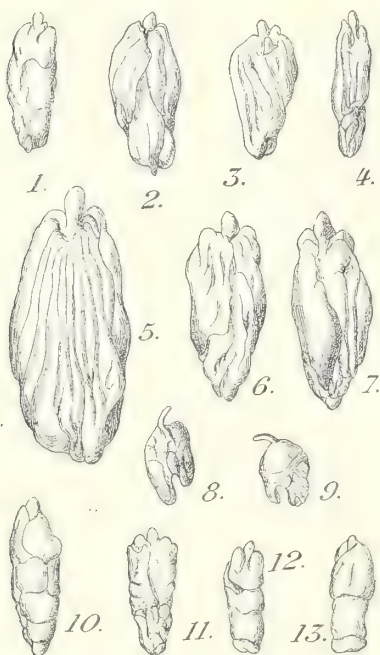


Fig. 23. — Embryons de *Canarium*. — 1, *C. album* de face $\times 1/3$; 2 et 3, *C. commune*, de face et de dos $\times 1/3$; 4, *C. rufum*, de face $\times 1/3$; 5, *C. decumanum* de face $\times 1/3$; 6 et 7, *C. moluccanum* de dos et de face $\times 1/3$; 8, 9, *C. Balansæ* de face et de dos $\times 1/3$; 10, *C. Kipella* de face $\times 4/3$; 11, *C. Thollonicum* de face $\times 1/3$; 12 et 13, *C. oleosum* de face et de dos, $7/3$.

L'embryon est, chez toutes les espèces, abondamment pourvu d'une huile jaune très pâle, transparente, exsudant à la moindre pression; cela explique que le pouvoir germinatif est de très courte durée.

Le tégument qui entoure l'embryon est parcheminé, brun en dehors, chamois en dedans et constitué par des cellules sclérifiées.

Germination. — L'éclatement du noyau au moment de la germination se produit d'une façon uniforme chez toutes les espèces observées : il se détache une sorte de valve triangulaire dont le sommet correspond à la radicule et se trouve près de l'extrémité supérieure du noyau tandis que la base, plus épaissie, se trouve environ au tiers inférieur de celui-ci. En coupe longitudinale macroscopique on remarque dans cette valve deux zones, l'une s'étendant dans toute la longueur, l'autre ne correspondant qu'à la partie épaissie.



Fig. 24. — *Canarium commune*. — 1, noyau ayant germé; 2, coupe longitudinale de la valve; — 3, jeune germination $\times 1/3$.

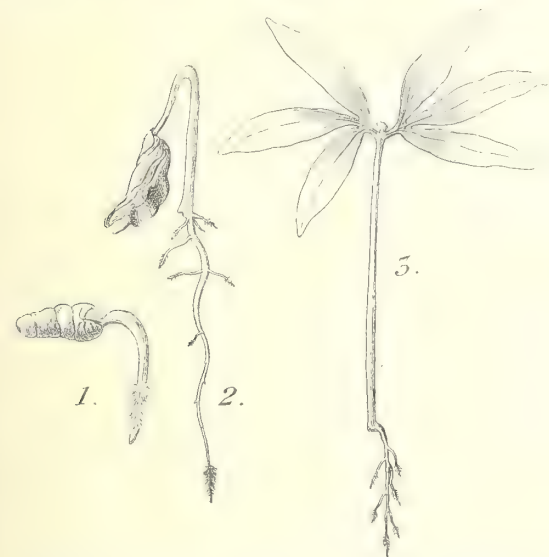


Fig. 25. — *Canarium oleosum*. — 1, jeune germination; 2, germination plus âgée; 3, cotylédons dépliés $\times 1/3$.

Après que la jeune racine s'est enfoncée en terre, les cotylédons devenus plus turgescents s'échappent de la loge du noyau où ils laissent en place l'enveloppe de l'embryon, se déplient peu à peu et émergent de terre en s'étalant presque horizontalement : ils sont donc épigés. Ils persistent plus ou moins longtemps, mais il est à remarquer que les cotylédons épais restent sans chlorophylle et se contentent de brunir tandis que les cotylédons foliacés verdissent dès leur sortie de terre et jouent pendant plusieurs mois le rôle d'une véritable feuille.

Nous avons fait remarquer que les *cotylédons minces* correspondent à des *noyaux dont deux loges sont presque totalement avortées*, c'est-à-dire, à des *petits noyaux* mais pas exclusivement ;

nois venons de voir que dans le développement ils *persistent longtemps, verdissent et servent d'organes assimilateurs*, tandis que les *cotylédons épais ne servent que d'organes de réserve ne se chargeant pas de chlorophylle*. Ces particularités correspondent à d'autres plus profondes intéressant la structure : prenant par exemple pour type de cotylédon mince celui du *C. oleosum* et

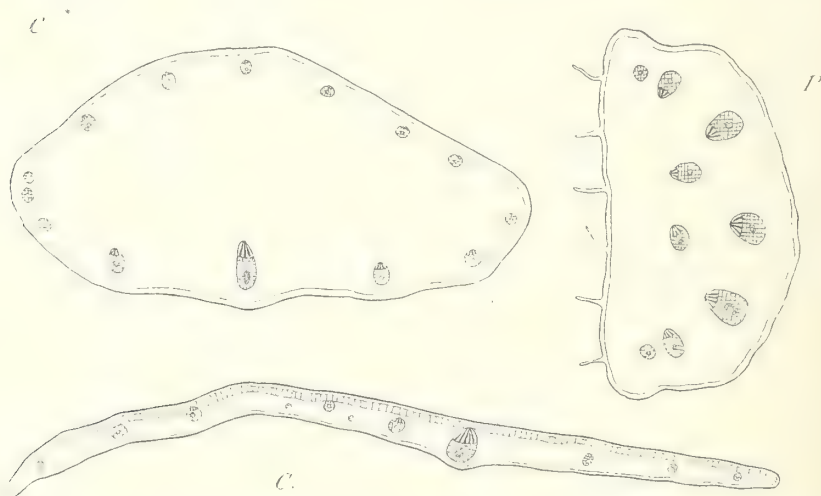


Fig. 26. — C, coupe transversale d'un lobe cotylédonnaire du *C. oleosum* (cotylédon mince); C', du *C. commune* (cotylédon épais); P, Coupe transversale du pétiole cotylédonnaire du *C. oleosum*; Gr. 30.

de cotylédon épais celui du *C. zeylanicum*, on constate (1) que le premier présente absolument une structure de feuille avec tissu palissadique et faisceaux libéro-ligneux avec bois en haut et liber en bas, tandis que le deuxième n'offre aucun tissu chlorophyllien et présente à sa périphérie des faisceaux libéro-ligneux ayant le bois toujours dirigé en haut et s'anastomosant entre eux, ce qui fait qu'en réalité une coupe transversale rencontre deux niveaux de faisceaux superposés comme s'il y avait deux cotylédons minces superposés et soudés face inférieure à face supérieure.

Si l'on constate que le pétiole cotylédonnaire présente également deux niveaux de faisceaux libéro-ligneux orientés dans le même sens, il semble également plausible d'admettre que *les cotylédons minces et épais ne sont pas comparables morphologi-*

(1) Dans le cotylédon sorti de terre et étalé.

quement, les uns comprenant un pétiole et un limbe décisé, les autres ne possédant qu'un pétiole affectant la même forme.

Extérieurement, les cotylédons des *Canarium* sont constitués par un pétiole court et par trois lobes réunis entre eux uniquement à la base, ce sont donc des cotylédons composés palmés. Les germinations du *C. occidentale* que nous a envoyé de la Côte d'Ivoire, M. Aug. Chevalier, présentent un type différent, en ce sens qu'il y a cinq divisions, chacun des lobes latéraux étant divisé en deux sur une grande longueur mais jamais jusqu'à sa base.

Les premières feuilles sont toujours simples et, par suite, moins compliquées que les cotylédons, ce qui est l'inverse des cas ordinaires où le développement suit un ordre de complication croissante.

En outre, chez le *C. occidentale*, les premières feuilles sont nettement serrées et abondamment villeuses alors que les folioles de l'adulte sont entières et glabres ou faiblement poilues.



Fig. 27. — *Canarium occidentale*. — Cotylédons et premières feuilles $\times 4/3$.

Les premières feuilles des jeunes plants sont toujours dépourvues de stipules.

Le mode d'insertion des feuilles est variable suivant les espèces mais d'une façon générale diffère de celui de l'adulte où les feuilles sont toujours alternes. Chez le *C. oleosum*, toutes les feuilles sont nettement alternes et il n'y a jamais trace de stipules; chez le *C. commune*, les deux premières feuilles semblent opposées, mais ce n'est qu'une apparence car les feuilles insérées au même niveau n'apparaissent que successi-

vement ; à partir de la troisième feuille, elles sont nettement alternes comme le montre la photographie (2, fig. 29) : on peut remarquer également que les deux premières feuilles sont dépourvues de stipules en oreilles, tandis que les autres en possèdent à la base du pétiole ; on peut voir également sur la cinquième feuille que les stipules sont bien développées alors que le limbe n'est encore que tout petit.

Nous avons fait des observations analogues sur la phyllotaxie et les stipules du *C. moluccanum* et du *C. rufum*. Toutefois, chez cette dernière espèce, les deux premières feuilles, insérées vis-à-vis l'une de l'autre, sont apparues en même temps et nous avons été de la sorte amenés à rechercher si, dans l'embryon, la gemmule offrait deux bourgeons foliaires ou un seul : en fait, il y en avait deux absolument de même taille.

Suivant les espèces, on rencontre ou non des renflements moteurs chez les premières feuilles (nous n'en n'avons jamais observé chez le *C. oleosum*), mais ceux-ci, au lieu de se trouver à la base du pétiole comme chez l'adulte, sont à son extrémité, c'est-à-dire à la base du limbe, mais la structure est la même ; au niveau du renflement, désorientation et dispersion des faisceaux, grande abondance de l'oxalate, toujours en mâcles, alors qu'il peut manquer complètement en dessus et en dessous. Ce dernier fait semble indiquer que la nutrition est particulièrement intense dans les renflements moteurs.

Le nombre des faisceaux de la tigelle semble constant entre certaines limites pour les espèces observées, mais il est certain que si l'on observe les embryons de toutes les espèces on ne trouvera pas là un caractère spécifique. Nous avons rencontré 6 faisceaux chez le *C. rufum*, de 12 à 14 chez le *C. oleosum*, 18 chez le *C. australasicum*, enfin de 20 à 26 chez le *C. commune*. Chez toutes les espèces que nous avons observées, le développement est très condensé et très accéléré.

C. rufum. — La racine est du type 6 et nous y avons remarqué ce fait étrange que les radicelles ne se forment pas normalement en face des faisceaux ligneux, mais de part et d'autre comme cela a lieu pour les racines du type binaire. Dans le cours du développement, les vaisseaux du bois se différencient jusqu'au centre, en sorte qu'il n'existe pas de moelle.

L'axe *hypocotylé* présente 6 faisceaux procambiaux, mais il ne tarde pas à s'en former six autres alternant avec les premiers; les stomates sont saillants et portés par une petite colonne et il existe des poils unicellulaires à la partie supérieure. L'assise subéro-phellodermique ne se forme pas dans l'assise sous-épidermique, mais dans la couche immédiatement interne.

Les *cotylédons* sont du type épais et portent de petits poils cellulosiques à la partie supérieure sur le pétiole et la base des lobes; au moment de leur chute, on constate dans le pétiole des dépôts d'oxalate en même temps que les canaux sécréteurs s'obstruent presque complètement par suite de l'hypertrophie et du gonflement des cellules sécrétrices; dès la maturité de l'embryon, la structure superposée existe dans les cotylédons.

Dans le premier entre-nœud de *la tige*, pas plus que dans le pétiole de la première feuille, nous n'avons rencontré de faisceaux anormaux qui existent dès les entre-nœuds suivants.

Les *feuilles* restent longtemps unifoliolées, mais dès la troisième ou quatrième, on voit apparaître des stipules étroites et rubannées (1); le renflement moteur des feuilles non composées se trouve à la base du limbe.

Le limbe de la première feuille présente un épiderme à cellules régulières non mucilagineuses et une seule couche palissadique à cellules peu allongées; sur les nervures, existent des poils tecteurs et des poils enroulés « en escargot ».

C. commune. — Dans la

racine, les radicules naissent normalement en face des faisceaux du bois et de très bonne heure, alors que la jeune racine ne fait que sortir du noyau, mais les vaisseaux du bois n'envahissent pas la moelle comme dans l'espèce précédente.

L'axe *hypocotylé* très jeune présente à la fin les structures alterne et superposée sans aucun vaisseau intermédiaire;

(1) On n'avait jamais signalé de stipules dans cette espèce.



Fig. 28. — Germination de *Canarium moluccanum*.

L'assise subéro-phellodermique a une origine profonde et à l'extérieur il existe des poils unicellulaires rapidement sclérifiés.

Les cotylédons sont du type épais avec structure superposée dès l'embryon.

La tige est parsemée de poils, comme l'axe hypocotylé, et possède, dès le premier entre-nœud, des faisceaux anormaux qui se prolongent jusque dans les premières feuilles. L'assise



Fig. 29. — Germinations de *Canarium commune*. — 1, jeune germination, — 2, la même plus âgée (les trois feuilles supérieures sont munies de stipules).

subéro-phellodermique se forme dans l'assise sous-épidermique. Nous n'avons rencontré de dépôts d'oxalate en mâcles, peu nombreuses à la vérité, que dans le bourgeon terminal de la tige au-dessus du premier entre-nœud.

Les deux premières *feuilles* sont unifoliolées et faussement opposées, les suivantes sont alternes et pourvues de stipules ovales et entières, la structure de ces premières feuilles est identique à celle des feuilles de l'adulte.

C. oleosum. — Les caractéristiques anatomiques des germinations de cette espèce dont les cotylédons sont du *type mince* sont très voisines de celles du *C. commune*.

Les cotylédons présentent dès l'embryon les structures alterne et superposée sans vaisseaux intermédiaires et persistent pendant plusieurs mois à jouer le rôle d'une véritable feuille.

Dans *la ravine*, les radicelles naissent normalement en face des faisceaux du bois et la moelle n'est pas envahie par des formations ligneuses.

L'axe *hypocotylé* présente des lenticelles et des dépôts de mâcles d'oxalate dans la moelle et l'écorce dès la première feuille; il en est de même pour la jeune tige qui est également parsemée de poils pluricellulaires renflés à leur extrémité mais non contournés « en escargot » : une

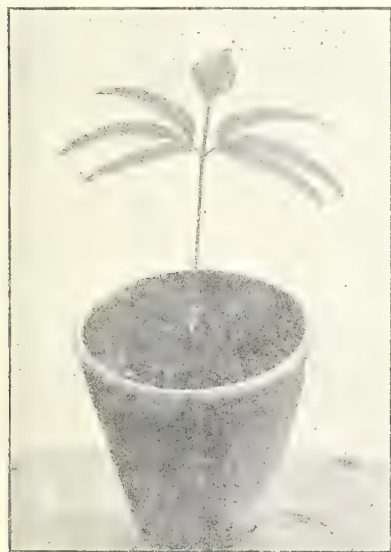


Fig. 30. — 1, germination de *Canarium oleosum*. — 2, la même plus âgée.

cellule proémine, grossit et forme un bourrelet pais se divise en plusieurs cellules.

Le pétiole de la première *feuille* présente des faisceaux anormaux et des lenticelles et le limbe est dépourvu de cellules mucilagineuses dans l'épiderme, mais porte des poils unicellulaires et des poils sécréteurs multicellulaires analogues à ceux de la jeune tige. Les premières feuilles sont simples et à pétiole et nervures d'un rouge vif : elles ne présentent pas trace de renflement moteur.

Considérations sur la classification des *Canarium*. — On voit, qu'en dehors de la différence anatomique et physiologique entre les cotylédons minces et épais, on ne saurait trouver dans le développement pas plus que dans l'anatomie de l'adulte aucune indication de section ou de série correspondant à des différences morphologiques : la forme du noyau, de l'embryon

et des cotylédons est caractéristique d'une espèce, mais non d'un groupe. Toutefois, en observant nos cultures, nous avons été frappé de ce fait que certaines espèces avaient *toujours des stipules à partir de la deuxième ou troisième feuille*, alors que d'autres n'en n'avaient jamais et que *la forme de ces stipules était absolument constante pour une espèce donnée*.

Ainsi chez le *C. album*, les stipules sont deux filaments subulés, tandis que c'est une lame assez profondément laciniée chez le *C. moluccanum*, ovale et seulement finement déchiquetée sur les bords chez le *C. pulchre bracteatum*, très grande, elliptique et entière chez le *C. commune*, pour ne citer que quelques exemples.

Il y aurait, ce nous semble, une indication précise d'espèces voisines, de groupe d'espèces pour mieux dire, qui vaudrait bien par sa netteté les séries caractérisées par « des étamines réunies en anneau plus ou moins long, réunies en disque court ou insérées autour du disque » alors que le caractère opposé « étamines libres insérées autour du disque » n'a rien de bien tranché avec la seconde partie du caractère précédent.

Il est, du reste, à remarquer que *les espèces à cotylédons foliacés sont dépourvues de stipules* alors que *les espèces à cotylédons épais en ont souvent, mais pas toujours, au moins à l'état adulte*.

Ce caractère de la présence ou l'absence de stipules pris comme base d'une classification des *Canarium* aurait cet avantage de rapprocher des espèces qui, comme les *C. paniculatum*, *longiflorum*, *oleosum*, *legitimum*, *rostratum*, *villosum* et *asperum*, ont des cotylédons minces et d'en éloigner certaines autres comme le *C. hispidum* qui ont de gros noyaux et des cotylédons épais : les affinités morphologiques seraient aussi bien respectées que les affinités anatomiques et physiologiques.

Un autre caractère de classification, qui nous semble également de première valeur à cause de sa fixité, est la disposition et la forme des bractées. Engler s'est servi des « bractées concaves entourant le bouton » et des « bractées lancéolées ou linéaires-lancéolées (n'entourant pas le bouton) », pour établir des divisions

dans sa série *Crassipyrena*; n'y aurait-il pas lieu aussi de s'appuyer sur les *bractées à limbe bien développé* et sur celles *réduites à des écailles*, ce serait un caractère valant bien des « feuilles à 1-2 paires de folioles » opposées à des « feuilles à 2-4 paires de folioles ».

Nous nous proposons, du reste, de traiter en détail la classification des Burséracées dans un prochain Mémoire faisant suite aux « Produits utiles (1) », à la « Structure et développement », et à la « Biologie et répartition géographique (2) » et complétant aussi la Monographie des Burséracées.

6. — CANARIELLUM Engl.

Nombre des espèces : 1.

Espèce étudiée : *C. oleiferum* Engl.

Au point de vue purement morphologique on peut à peine reconnaître le genre *Canariellum* du genre *Canarium* : la fleur est, de même, du type 3 avec androcée diplostémone et fruit drupacé, indéhiscent, ne renferme qu'un seul noyau pluriloculaire. La forme de ce dernier n'étant pas toujours « presque en forme de balle », mais souvent ovoïde comme chez les *Canarium*, le seul caractère différentiel réside dans les noyaux à deux loges au lieu de trois correspondant dans la fleur ♀, encore inconnue, à deux carpelles au lieu de trois, mais ce caractère lui-même perd une partie de sa valeur si l'on se rappelle que nous avons signalé chez le *C. decumanum* et le *C. Balanar* l'avortement, anormal il est vrai, mais total d'un des trois carpelles.

Mais si la morphologie ne trouve comme caractéristique du *Canariellum* que ce criterium n'offrant peut-être pas toujours la valeur absolue qui lui serait nécessaire, il n'en n'est pas de même pour l'anatomie qui fournit des différences nettement précises.

(1) Les produits utiles des Burséracées (bois, myrrhes, encens et élémis, etc. et leurs applications industrielles et pharmaceutiques. 1910.

(2) Biologie et répartition géographique des Burséracées (*Rev. gén. de Bot.*, 1908).

Tige. — La moelle est composée de cellules très régulières, non sclérifiées renfermant de l'oxalate en mâcles et en cristaux

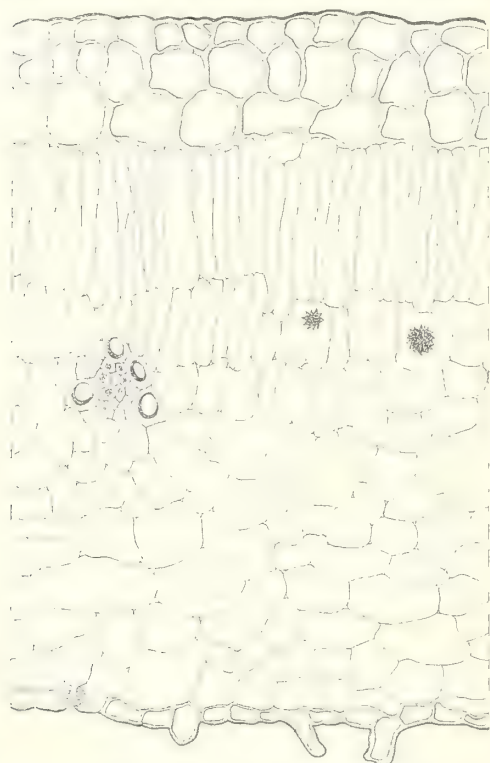


Fig. 34. — *Canariellum oleiferum*. — Coupe transversale du limbe d'une feuille : Gr. 472.

et ne présente pas trace de faisceaux anormaux. Les rayons médullaires sont toujours unisériés ; dans le liber on rencontre des fibres lignifiées comme chez les *Trattinickia* ; le péricycle est formé de cellules très hétérogènes et l'écorce est très abondamment pourvue de sclérites.

Feuille. — Les faisceaux anormaux qui manquaient totalement dans la tige, se trouvent, par contre, dans le pétiole qui présente, comme la tige, de nombreuses sclérites corticales

et des dépôts d'oxalate en cristaux simples ou en oursin. Le limbe présente une grande épaisseur et une texture très coriace due à deux ou trois couches d'hypoderme, au dédoublement fréquent de l'assise palissadique et au grand développement du tissu lacuneux. L'épiderme inférieur est abondamment pourvu de papilles courtes et l'on trouve dans le tissu lacuneux des mâcles d'oxalate.

Le genre *Canariellum* est donc parfaitement bien caractérisé par les faisceaux anormaux existant dans la feuille seulement comme chez les *Trattinickia*, *Pachylobus*, *Santiria*, et par la présence d'un hypoderme à plusieurs couches dans le limbe de la feuille.

7. — **PACHYLOBUS** Don.

Nombre des espèces : 10.

Espèces étudiées : *P. balsamiferus* Mihi., *P. Büttneri* Engl., *P. edulis* Don., *P. Klaineanus* Mihi., *P. macrophyllus* Engl., *P. Osika* Mihi., *P. trimerus* Mihi.

Nous avons déjà étudié en détail (1) la tige et la feuille des espèces mentionnées ci-dessus, aussi n'y reviendrons-nous pas, nous bornant à reproduire la classification anatomique que nous avons pu établir et à rappeler les conclusions que nous avons formulées.

1° Le *P. dahomensis* Engler n'est certainement pas un *Pachy-*

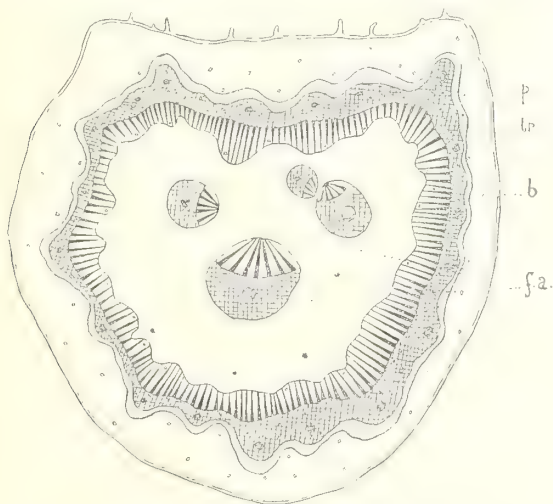


Fig. 32. — *Pachylobus edulis*. — Schéma de la coupe transversale du pétiole. — fa, faisceaux anormaux ; b, bois ; tr, liber, p, péricycle : Gr. 23.

lobus à cause du manque de faisceaux anormaux dans les feuilles et sa nervation est identique à celle, très particulière, des *Sorindeia* (Anacardiacees).

2° Le *Sorindeia trimera* d'Oliver est, sans aucun doute, un *Pachylobus* et se confond avec le *Santiriopsis* (?), *obovata* de Pierre qui doit désormais s'appeler *Pachylobus trimerus*.

3° Le *Santiriopsis Ebo* de Pierre n'est pas une espèce distincte

(1) Journ. de Bot., 2^e série, t. II, p. 42-47, 1909.

mais, le type ne consistant qu'en fruits séparés, il est impossible de savoir s'il faut l'identifier au *P. balsamiferus* ou au *P. trimerus*.

Nous rappellerons en outre que les *Pachylobus* possèdent des faisceaux anormaux dans la feuille mais non dans la tige et que les feuilles sont dépourvues d'hypoderme.

Caractéristiques anatomiques des espèces étudiées de *Pachylobus*.

A. Des sclérites médullaires, deux couches palissadiques... *C. Klaineanus*.

B. Pas de sclérites médullaires, dans la tige une seule couche palissadique.

a. Une seule couche palissadique à cellules élevées.

α. Poils stellés nombreux; cellules mucilagineuses dans l'épiderme de la feuille.

⊙ Seulement dans l'épiderme supérieur..... } *P. edulis*.
 } *P. Büttneri*.
 ⊙⊙ Dans les deux épidermes..... } *P. Osika*.

β. Poils stellés rares, pas de cellules mucilagineuses..... } *P. macrophyllus*.

b. Une seule couche palissadique à cellules courtes..... } *P. trimerus*.
 } *P. balsamiferus*.

Fleur. — La fleur des *Pachylobus* est du type 3, mais l'ovaire ne présente que deux loges normalement développées et fertiles.

Chez le *P. edulis*, nous avons pu constater qu'il existait dans le style deux cordons de tissu conducteur du tube pollinique laissant chacun en leur milieu une petite lumière et alternant avec deux groupes de deux faisceaux libéroligneux. Les deux cordons conducteurs sont distincts sur toute leur longueur et ne fusionnent pas à la base du style.

Il existe de très nombreuses macles d'oxalate dans les pétales et les sépales, mais on n'en trouve pas dans les parois de l'ovaire; par contre, les deux téguments de l'ovule en sont bourrés.

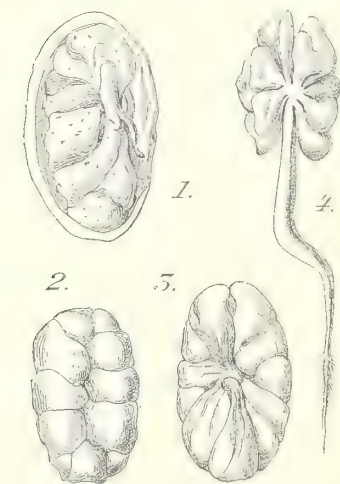


Fig. 33. — *Pachylobus edulis*. — 1, coupe longitudinale du noyau; 2, embryon de dos; 3, le même de face; 4, jeune germination $\times 13$.

Le disque nectarifère, abondamment pourvu de stomates

légèrement surélevés, n'est pas papilleux mais présente en grand nombre des mâcles en oursin.

Fruit. — Le fruit drupacé ne renferme qu'un noyau parcheminé ou osseux mais peu épais, dans lequel on trouve une loge développée et le rudiment de l'autre. La loge fertile renferme un embryon volumineux ovoïde, présentant un grand nombre de lobes rappelant par leur ensemble un groupe de pyramides à peu près régulières qui seraient toutes attachées au même point par le sommet. Chacun de ces lobes est charnu, très huileux et épais, certains mesurant près de 1 centimètre. Le nombre en est assez variable ainsi que la disposition : chez le *P. edulis*, dans un premier embryon nous en avons noté 10 dont 4 entièrement cachés ; dans un second, 12, tous visibles ; dans un troisième, 13 tous visibles ; dans un quatrième, 10 également tous visibles.

La radicule est très volumineuse (jusqu'à 4 millimètres de diamètre) et émerge de la masse des cotylédons (*P. balsamiferus*, *trimerus*, *albiflorus*, *Klaineanus*) ou est entourée par ceux-ci et n'affleure que par une fenêtre ovoïde (*P. edulis*) ou bien même est entièrement cachée (*P. Büttneri*).

Un fait très curieux et qu'on peut constater à l'œil nu est le revêtement serré de petits poils mous et cellulotiques qui garnit l'axe au niveau de l'insertion des cotylédons et quelque peu en dessous.

En coupe, on remarque que les faisceaux libéro-ligneux formés de très bonne heure dans l'embryon sont très nombreux dans l'axe (une trentaine) où ils sont disposés en cercle, et dans les



Fig. 34. — Germination de *Pachylobus edulis*.

lobes cotylédonaire où quelques-uns sont disséminés sans ordre au milieu, mais la plupart régulièrement rangés à la partie périphérique.

Germination. — La germination du *P. edulis*, que nous avons pu étudier sur un échantillon d'herbier recueilli au Gabon par M. Chalot et sur des semences fraîches rapportées par M. Aug. Chevalier, est des plus curieuses.

Les cotylédons sont entraînés par le développement de l'axe

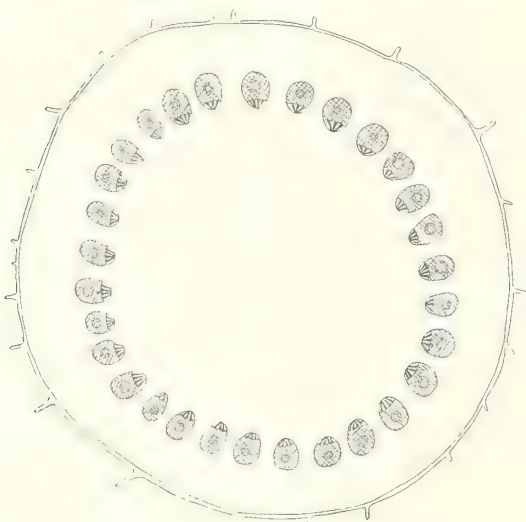


Fig. 35. — *Pachylobus edulis*. — Coupe transversale schématique de la partie supérieure de la tige jeune : Gr. 30.

hypocotylé au-dessus du sol où ils forment autour de lui une garniture circulaire de pendentifs brun foncé, la jeune tige s'allonge ensuite d'une vingtaine de centimètres, et c'est alors seulement que les deux premières feuilles qui sont opposées commencent à se développer en bourgeons d'un rose vif à pubescence

légèrement argentée. Les folioles sont pliées suivant leur nervure centrale, redressées verticalement et fortement appliquées les unes sur les autres.

Les premières feuilles opposées sont à trois folioles nettement pétioiculées et la base est pourvue d'un renflement moteur, les feuilles suivantes sont alternes et présentent 3 puis 7 paires de folioles : jamais il n'y a trace de stipules et les nervures médianes et latérales sont rougeâtres et garnies de petits poils hispides.

Les lobes cotylédonaire persistent pendant plusieurs mois, rappelant en cela les cotylédons minces des *Canarium*, mais en différant totalement par l'absence de chlorophylle et une texture

n'étant pas comparable au limbe d'une feuille mais plutôt aux cotylédons épais des *Canarium*.

8. — **DACRYODES** Griseb.

Nombre des espèces : 3.

Espèce étudiée : *D. hexandra* Griseb.

Tige. — La structure de la tige n'éloigne guère cette espèce des *Pachylobus*, bien qu'ici les cellules médullaires soient presque homogènes mais jamais transformées en sclérites, car, de même que dans le genre précédent, les arcs péricycliques sont constitués par des cellules très hétérogènes d'aspect et de taille, l'écorce est abondamment pourvue de sclérites et l'oxalate ne se rencontre qu'en mâcles peu nombreuses disséminées dans le jeune bois.

Feuille. — Le pétiole présente des faisceaux anormaux alors qu'il n'y en a pas dans la tige; on y rencontre encore quelques sclérites corticales, mais l'oxalate manque totalement.

La structure du limbe est assez différente de celui des *Pachylobus* car il présente un hypoderme formé d'une seule couche; il manque totalement des cellules mucilagineuses que nous avons signalées chez les *P. edulis*, *Büttneri* et *Osika*. L'assise pallissadique n'a qu'une couche et les faisceaux libéroligneux sont entourés d'un manchon sclérifié s'étendant entre les deux épidermes.

Fleur. — Il existe en outre des différences sensibles dans la structure de la fleur entre les *Pachylobus* et les *Dacryodes*:

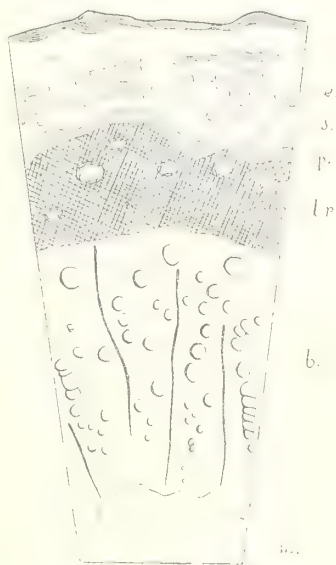


Fig. 36. — Coupe transversale de la tige de *Dacryodes hexandra*. — e, écorce; s, sclérenchyme; p, péricycle; l, liber; b, bois; m, moelle : Gr. 20.

nous avons noté que chez les premiers le tissu conducteur du tube pollinique formait deux masses entourant en leur centre une légère ouverture : ici, l'ouverture est nulle, les deux couches

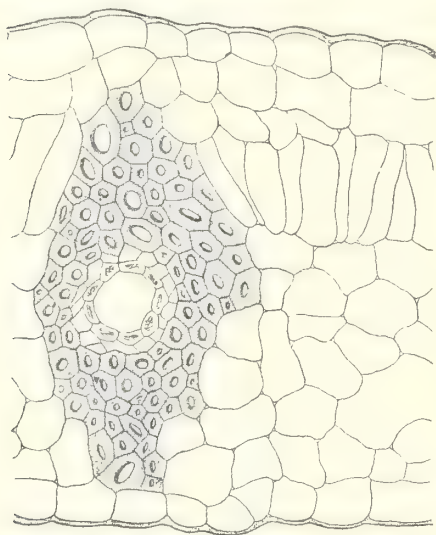


Fig. 37. — *Dacryodes hexandra*. — Coupe transversale du limbe d'une foliole : Gr. 215.

de cellules étant juxtaposées, et les cordons au lieu d'être totalement distincts se réunissent en un seul avant de tapisser l'intérieur des loges ovariennes ; d'autre part, au lieu de quatre faisceaux (autant que d'ovules bien que ces faisceaux soient carpellaires et non placentaires), il n'y en a que deux alternant avec les cordons conducteurs chez le *Dacryodes*.

Le disque nectarifère est identique à celui des

Pachylobus et sa surface abondamment pourvue de stomates ne présente pas de papilles.

L'ovaire est à deux loges.

Fruit et embryon. — Le fruit est indéhiscent et renferme un noyau unique parcheminé, biloculaire mais ne contenant qu'un seul embryon. Celui-ci possède, comme les *Pachylobus*, une radicule bien développée et des cotylédons charnus, épais, multilobés jusqu'à la base (ordinairement 3 divisions par cotylédon). Chaque lobe cotylédonaire est plus ou moins cylindrique et se replie intérieurement comme les phalanges de la main ; on sait qu'il en est de même dans la section *Santiriopsis* du genre *Pachylobus*.

A cause de la présence d'un hypoderme dans la feuille, du calice à sépales soudés dans toute leur longueur au lieu de n'être que réunis à la base et des anthères adnées, il nous paraît impossible de réunir le genre *Dacryodes* au genre *Pachylobus* même à titre de section distincte.

9. — SANTIRIA Bl.

Nombre des espèces : 34.

Espèces étudiées : *S. borneensis* Engl., *S. floribunda* Schum., *S. Griffithii* Engl., *S. macrocarpa* King., *S. oblongifolia* Bl., *S. parviflora* Engl., *S. Planchoni* A. W. Benn., *S. sp.*

Le genre *Santiria* est très voisin du genre *Canarium*, mais s'en distingue cependant bien nettement par la structure autant que par la morphologie.

D'une part, comme nous l'avons montré antérieurement (1), les faisceaux anormaux n'existent que dans la feuille et manquent dans la tige; de l'autre, le calice est toujours dialysépale, l'ovaire est à 2-4 loges au lieu de 3 et le fruit, symétrique uniquement par rapport au plan, ne renferme jamais qu'une seule graine.

Tige. — Alors que la moelle de la tige des *Canarium* est en général formée de cellules, non sclérifiées, à parois minces, chez les *Santiria* elle est ordinairement constituée par de larges plages de cellules entièrement sclérifiées, englobant quelques cellules à parois minces; toutefois chez le *S. macrocarpa* nous n'avons pas observé de sclérites dans la moelle.

Les rayons médullaires, unisériés, sont très nombreux; le liber ne présente ordinairement pas de fibres, bien que nous en ayons rencontré chez le *S. macrocarpa*; le périycle est continu mais peu épais et à cellules hétérogènes; l'écorce, dépourvue d'oxalate chez le *S. parvifolia* et le *S. sp.*, est remplie de petites sclérites, disséminées ou réunies par petits groupes.

Feuille. — Dans le pétiole et les pétiolules, on rencontre les mêmes particularités anatomiques que dans la tige avec, en plus, des faisceaux anormaux; nous y avons en outre constaté la complète lignification de l'épiderme chez le *S. sp.* L'oxalate, même s'il manque dans la tige, peut se trouver en abondance dans le pétiole et les pétiolules.

La structure du limbe semble particulièrement uniforme chez toutes les espèces: il y a toujours un épiderme supérieur à

(1) *Bull. du Mus., loc. cit.*

grandes cellules assez épaisses, pas d'hypoderme, une seule couche palissadique et un épiderme inférieur présentant, logés dans de petites dépressions, des poils « en escargot » plus ou

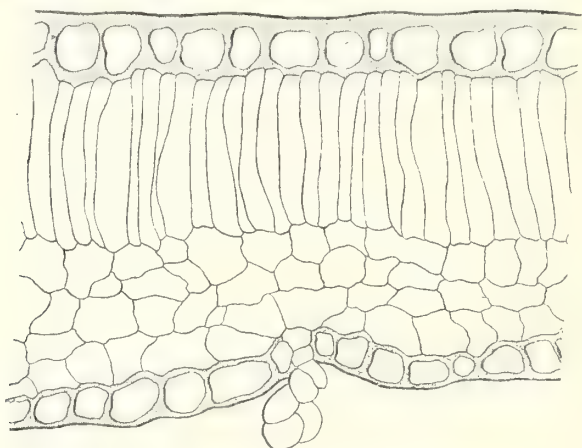


Fig. 38. — *Santiria Griffithii*. — Coupe transversale d'une foliole : Gr. 245.

moins nombreux et, chez bon nombre d'espèces, à la surface de l'épiderme, des poils simples, unicellulaires, sclérifiés.

Les mâcles d'oxalate sont fréquentes dans le tissu lacuneux, plus rares dans la couche palissadique.

Fleur. — Les sépales et les pétales sont, en général, glabres en dedans et garnis en dehors de poils simples et « en escargot » ; nous ne les avons jamais observés garnis de papilles.

Le disque n'est ni papilleux ni vascularisé, au moins dans la fleur ♂, les fleurs ♀ ou ♂ nous ayant complètement fait défaut pour l'étude anatomique.

Fruit et embryon. — Quant au fruit, on sait qu'il est drupacé,

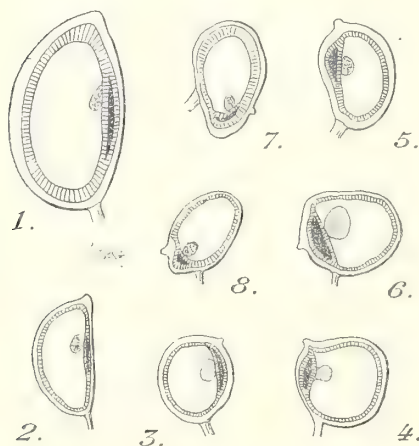


Fig. 39. — Fruits de *Santiria* (coupe longitudinale; les embryons ont été enlevés, mais l'embryon avorté a été laissé en place pour indiquer le point d'insertion). — 1, *S. macrocarpa*; 2, *S. puberula*; 3, *S. Planchoni*; 4, *S. Griffithii*; 5, *S. multiflora*; 6, *S. Wrayi*; 7, *S. parviflora*; 8, *S. apiculata* : Gr. nat.

gibbeux sur le côté et renferme un noyau osseux peu épais, à deux loges, l'une développée et l'autre avortée, néanmoins la position du style et par suite des loges par rapport au pédicelle est variable : c'est ainsi qu'ils sont sensiblement opposés chez les *S. macrocarpa*, *multiflora*, *puberula*, *Planchoni*, *Griffithii*, tandis qu'ils sont très rapprochés chez les *S. parviflora* et *apiculata*; par suite de ces différentes formes,

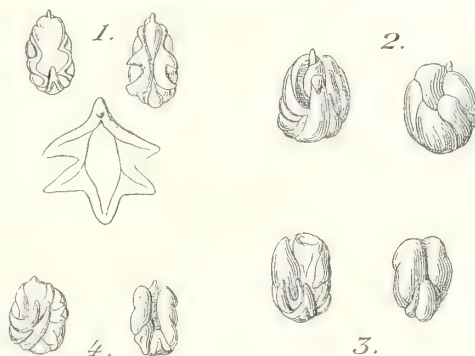


Fig. 40. — Embryons de *Santiria*. — 1, *S. sp.*, vu de dos et de face, et cotylédon déplié $\times 2$; 2, *S. apiculata*, vu de dos et de face; 3, *S. Planchoni*, vu de dos et de face; 4, *S. Griffithii*, vu de dos et de face : Gr. nat.

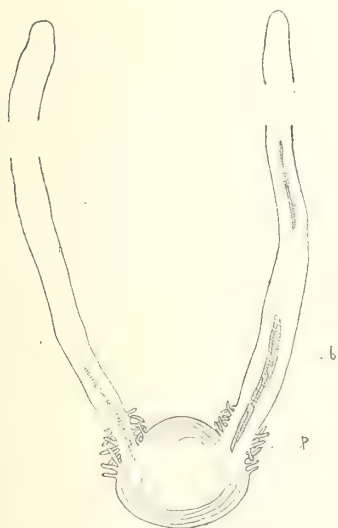


Fig. 41. — Coupe longitudinale schématique d'un embryon de *Santiria*; les cotylédons sont supposés dépliés. — *b*, vaisseaux du bois formés seulement dans les cotylédons; *p*, poils cellulosiques.

l'embryon est tantôt vertical, tantôt incliné à 45° (*S. apiculata*) ou même complètement horizontal (*S. Wrayi*, *Griffithii*). Il est intéressant de rapprocher ces différentes formes de fruits de la série très comparable offerte par les divers *Pachylobus*, les *Eupachylobus* ayant le style terminal, les *Santiriopsis* le style déjeté.

L'embryon est globuleux à lobes cotylédonaires plissés et contournés, formant souvent une gouttière dorsale et la tigelle est extrêmement courte. Ayant déplié les cotylédons du *S. sp.*, nous avons reconnu qu'ils n'étaient pas profondément divisés comme chez les *Canarium*, mais seulement lobés comme chez les

Protium; chaque cotylédon présentait 5 lobes.

Si l'on pratique des coupes longitudinales et transversales

dans l'embryon, on constate que la tigelle est presque nulle, réduite seulement aux initiales de la tige et de la racine, sans différenciation d'aucun tissu, tandis que les cotylédons, plus de douze fois plus longs, sont bien développés et offrent une ligne de faisceaux libéroligneux à structure superposée parfaitement différenciés. La tigelle et l'extrême base des cotylédons sont garnis de nombreux poils cellulósiques analogues à ceux des *Pachylobus*.

Nous n'avons pu nous procurer de graines fraîches et par suite observer les germinations, mais d'après la structure de la tigelle cependant très réduite de *S. sp.* il semble vraisemblable de penser que les premières feuilles doivent être opposées, mais cela demanderait vérification.

10. — SCUTINANTHE Thw.

Nombre des espèces : 3.

Espèces étudiées : *S. Boerlagii* Hochr., *S. brunnea* Thw.

Comme l'a montré Jadin (1) le *S. brunnea* ne saurait être incorporé aux *Canarium*, car, si les caractéristiques anatomiques rappellent ce dernier genre, les faisceaux anormaux y font complètement défaut. On ne les retrouve même pas dans les pétioles, les pétiolules et les nervures des feuilles, comme cela a lieu, comme nous venons successivement de le voir, chez les *Trattinickia*, *Pachylobus*, *Santiria* et *Canariellum*.

La plante décrite par Hochreutiner (2) sous le nom de *S. Boerlagii* présente bien l'anatomie florale du genre mais offre une structure anatomique toute différente : la moelle est à cellules homogènes dont certaines sont sclérifiées, ce qui n'a pas lieu chez *S. brunnea*, les arcs péri-cycliques sont discontinus et représentés par de petits paquets de fibres, mais on trouve, comme chez *S. brunnea*, des mâcles d'oxalate très nombreuses répandues partout ; il est vrai qu'il n'y en a pas dans la moelle de l'espèce type du genre.

(1) *Loc. cit.*

(2) *Loc. cit.*

L'anatomie du pétiole de *S. Boerlagii*, montre qu'à l'intérieur de l'anneau libéro-ligneux, se trouve une masse centrale libéro-ligneuse normalement orientée qui manque entièrement chez *S. brunnea*. L'organisation de la feuille *S. Boerlagii* n'offre rien de particulier sinon des grandes cellules cristallifères dans l'assise palissadique, mais un fait particulièrement frappant est l'absence de canaux sécréteurs libériens dans tous les organes; ceux-ci existant toujours chez les Burséracées, on serait amené à rejeter des Burséracées le *S. Boerlagii*, cependant Hochreutiner, en décrivant cette espèce, a bien signalé l'absence de faisceaux anormaux dans la tige, mais n'a pas parlé du manque de canaux sécréteurs libériens qu'il n'aurait pu manquer d'observer; faut-il donc en conclure que l'échantillon que nous avons étudié, qui appartient au type et dont nous avons vérifié la détermination, est anormal ou que les canaux sécréteurs peuvent manquer plus ou moins complètement chez le *S. Boerlagii* qui deviendrait, de la sorte, un type de passage avec quelque famille affine?

Fleur. — La fleur des *Scutinanthe* est du type 5 avec calice profondément divisé comme chez les *Pachylobus* et les *Santiria* qui ont la fleur trimère et possèdent des faisceaux anormaux, l'ovaire ne présente que deux loges comme les *Pachylobus*; le style n'est pas capité mais affecte la forme d'un disque cannelé.

Le disque nectarifère en anneau ne présente pas de papilles et le tissu conducteur du tube pollinique ne forme qu'un unique cordon central aplati.

Fruit et embryon. — Le fruit est drupacé tout comme celui des *Canarium* et ne contient qu'un noyau osseux; mais ne renferme que deux loges dont une toujours avortée.

L'embryon est à cotylédons minces repliés et contournés mais parfaitement entiers, ce qui diffère totalement de ceux des *Canarium*; d'autre part, la radicule au lieu d'être droite est courbée dans sa partie supérieure.

Le genre *Scutinanthe* est donc bien caractérisé et différencié

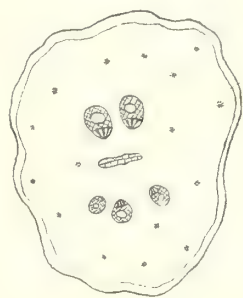


Fig. 42. — Schéma de la coupe transversale du style du *Scutinanthe brunnea*; Gr. 40.

du genre *Canarium* par sa fleur 5-mère, ses organes sans faisceaux anormaux, ses noyaux à 2 loges et ses embryons à cotylédons entiers.

11. — AUCOUMEA Pierre.

Nombre des espèces : 1.

Espèce étudiée : *A. Klaineana* Pierre.

Racine. — Dans une racine âgée, de la taille du poignet, nous avons remarqué de nombreuses couches corticales discontinues de tissu sclérifié et les vaisseaux ligneux étaient presque complètement obstrués par de nombreux thylles.

Tige. — La tige possède une moelle formée de cellules à parois minces, lignifiées, de deux types, les unes petites et bourrées d'oxalate surtout en mâcles, formant une sorte de réseau entourant les autres plus grandes, allongées et sans oxalate.

Le bois possède de très grands vaisseaux et de très nombreux rayons médullaires unisériés. Le liber secondaire offre de nombreuses fibres scléreuses de petit diamètre réunies par plages et de très nombreux canaux sécréteurs. Solereder dans son

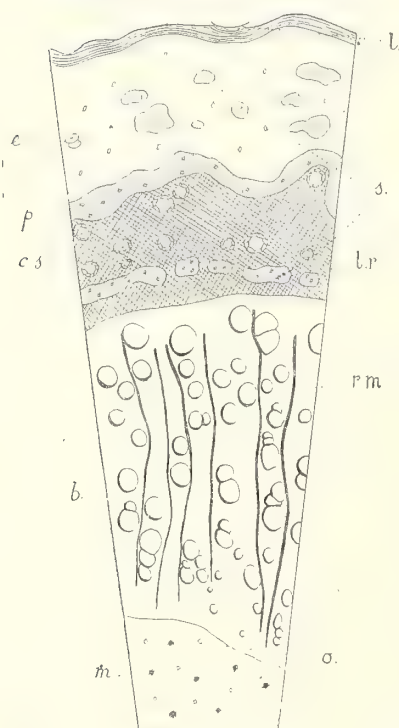


Fig. 43. — Coupe transversale de la tige d'*Aucoumea Klaineana*. — l, lenticelle; s, sclérénchyme; e, écorce, p, péricycle; b, liber; b, bois; m, moelle; r, rayons médullaires; cs, canaux sécréteurs; o, cristaux et mâcles d'oxalate : Gr. 20.

Anatomie systématique signale l'*Aucoumea* comme étant avec le *Zanha* (qui n'est pas une Burséracée) les seuls genres de la famille

qui soient dépourvus d'organes sécréteurs libériens : il y a certainement erreur de détermination de la plante étudiée puisque l'*Aucoumea* possède des canaux sécréteurs dans tous les organes, apparaissant dès l'embryon bien avant sa maturité (2, fig. 48).

Les arcs péricycliques sont constitués par une zone continue de fibres de taille égale et l'écorce contient des plages sclérifiées ainsi que de nombreux dépôts d'oxalate en cristaux simples.

Feuille. — Le pétiole présente, en coupe, l'anneau libéro-

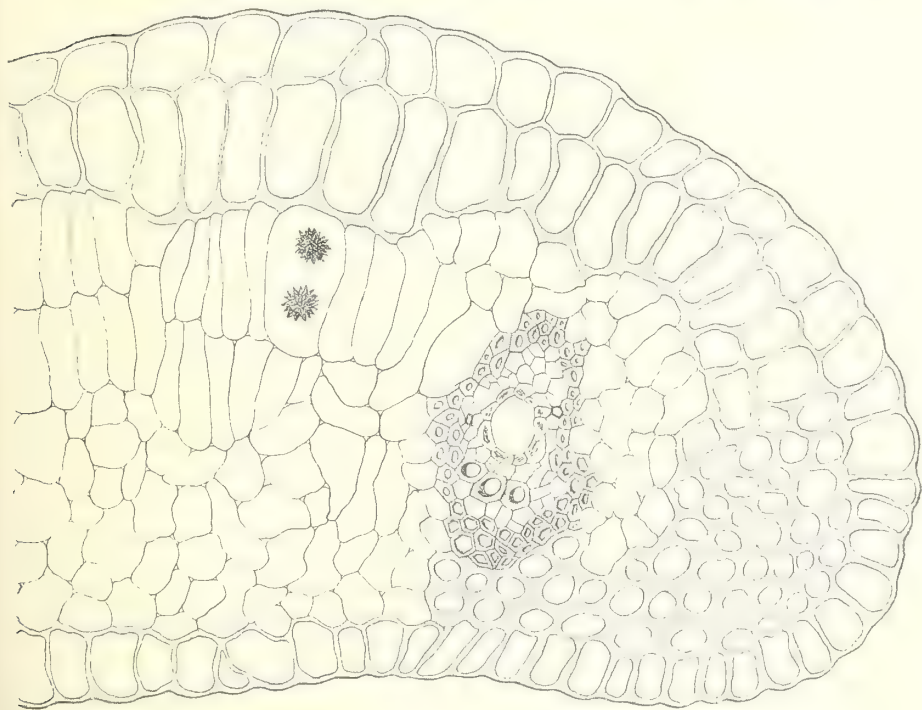


Fig. 44. — *Aucoumea Klaineana*. — Coupe transversale d'une foliole : Gr. 215.

ligneux fermé ordinaire chez les Burséracées : la moelle est hétérogène et l'écorce oxalifère comme dans la tige.

Les pétioles offrent une structure analogue et leur partie supérieure est dilatée en un renflement moteur présentant la structure que nous avons déjà décrite chez les *Canarium* et *Pachylobus*.

Le limbe a un épiderme supérieur à cellules à parois assez minces, doublé d'un hypoderme à cellules allongées et épaissies :

L'assise palissadique est à plusieurs couches et renferme des cellules dilatées contenant une et même plusieurs mâcles d'oxalate.

Les stomates, très visibles, sont localisées uniquement dans l'épiderme inférieur.

Fleur. — Nous avons retrouvé partout les canaux sécréteurs

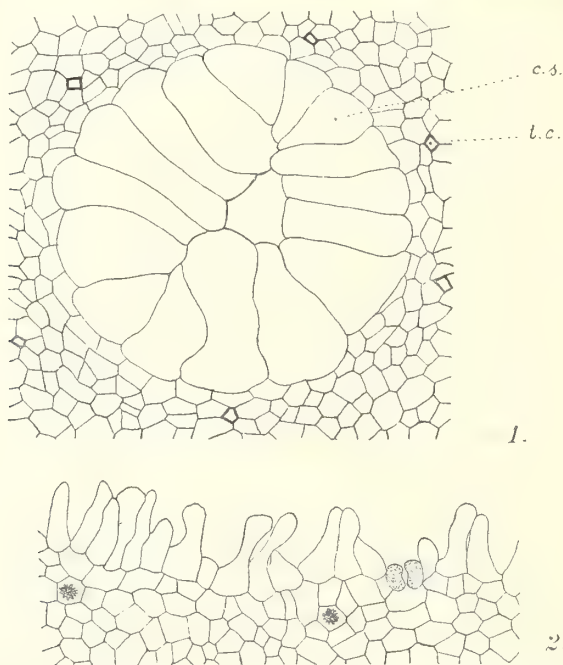


Fig. 45. — *Aucoumea Klaineana*. — 1, canal sécréteur d'un filet staminal; cs, cellules sécrétrices; tc, tubes criblés; 2, papilles des glandes nectarifères : Gr. 215.

libériens que nous avons signalés dans la tige et la feuille : ils avaient un aspect caractéristique ; quoique de gros diamètre, ils ne présentaient qu'une très petite lumière, les 12 ou 15 cellules sécrétrices étant énormément gonflées : nous rappellerons que nous avons trouvé une disposition identique dans des cotylédons de *Canarium* au moment de leur chute, c'est-à-dire quand les canaux sécréteurs cessaient de fonctionner.

Le style présente cinq cordons de tissu conducteur correspondant aux cinq loges de l'ovaire et présentant chacun une petite lumière centrale.

On sait que, seul parmi toutes les Burséracées connues,

L'*Aucoumea* présente des nectaires ne constituant pas un disque continu interne par rapport aux verticilles staminaux, mais des petits paquets insérés entre les filets des étamines, présentant deux sillons médians se coupant à angle droit en leur milieu et donnant à chaque nectaire l'aspect d'un paquet carré fortement ficelé en croix.

Une coupe anatomique dans ces paquets montre que le tissu nectarifère est faiblement vascularisé, constitué par de petites cellules renfermant d'assez nombreuses mâcles d'oxalate, et revêtu extérieurement de papilles semblables à celles du stigmate; çà et là on remarque quelques stomates.

Fruit et embryons. — Le fruit, présentant l'aspect d'une figue allongée, est déhiscent à maturité et se compose d'un axe central sur lequel viennent s'appliquer les cinq valves qui se détachent à maturité suivant une déhiscence septicide. A chacune d'elles correspond un noyau unique parcheminé attaché par une petite pointe à l'angle supérieur de la valve, bien que dans l'ovaire les ovules ne soient pas insérés à la partie supérieure de la loge.

Chaque noyau ne renferme typiquement qu'un embryon; cependant sur une cinquantaine de semences nous

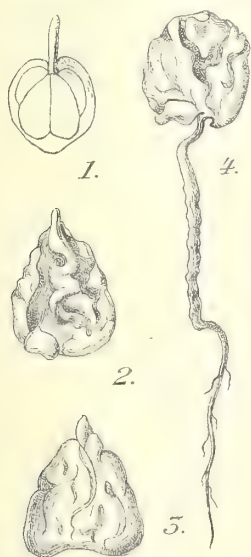


Fig. 46. — *Aucoumea Klaineana*. — 1, jeune embryon $\times 4$; 2 et 3, embryon adulte de dos et de face $\times 2$; 4, jeune germination: Gr. nat.



Fig. 47. — Germination d'*Aucoumea Klaineana*.

avons trouvé deux fois deux embryons parfaitement bien constitués et qui ont germé normalement.

La radicule est bien développée et mesure presque la même longueur que les cotylédons ; ceux-ci, sub-orbiculaires, sont d'abord parfaitement plans, puis se contournent et se plissent en restant toujours minces.

Germination. — La germination est rapide et ne demande qu'une dizaine de jours : les graines mises en stratification à Libreville arrivaient dans un état de germination si avancé que leur reprise était fort compromise.

Au contraire des *Garuga*, *Protium*, *Pachylobus* et de certains *Canarium*, les feuilles sont nettement alternes, comme on peut en juger par la photographie (fig. 47). Les feuilles sont simples, longuement pétiolées, sans renflement moteur, et pourvues d'un acumen égalant presque le tiers du limbe.

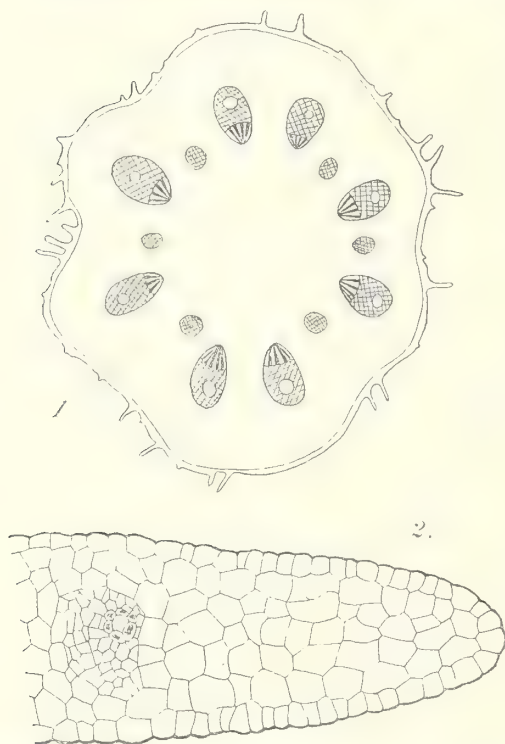


Fig. 48. — *Aucoumea klaineana*. — 1. schéma de la coupe transversale de l'axe hypocotyle $\times 40$; 2, coupe transversale d'un cotylédon non mûr : Gr. 215.

Le développement est très accéléré : plus de trois semaines avant la maturité du fruit, alors que les cotylédons sont encore parfaitement plans, on peut distinguer par simple transparence une nervure procambiale médiane rectiligne et deux paires de nervures procambiales latérales, arquées, se réunissant entre elles et avec la médiane près du bord. A ce moment les cotylédons et la radicule sont déjà pourvus de canaux sécréteurs avant d'avoir ni bois ni liber ; il y a loin de là à dire que le genre *Aucoumea* « n'a pas de vaisseaux balsamifères dans le liber » !

Le pétiole cotylédonaire est presque nul, mais par une coupe on peut constater qu'il renferme quatre faisceaux libéro-ligneux dont les deux du centre sont très rapprochés et se fusionnent pour former la nervure médiane du limbe cotylédonaire, tandis que les faisceaux latéraux se bifurquent pour donner chacun les deux nervures latérales.

Dans l'hypocotyle, on rencontre les huit faisceaux cotylédonaire entre lesquels s'en forment de nouveaux, sauf entre ceux qui en se réunissant donnent la nervure médiane du cotylédon.

L'axe hypocotylé, de même que le pétiole cotylédonaire et même les cotylédons, est revêtu, au moment de la germination, de poils cellulotiques courts et les stomates sont surélevés et forment saillie.

L'assise génératrice subéro-phellodermique de la tige est sous-épidermique et celle de la racine péricyclique.

En résumé, le genre *Aucoumea* est caractérisé par son fruit déhiscent à 3 valves et 3 noyaux libres les uns des autres, ses cotylédons entiers, plissés à maturité, et par ses feuilles primordiales simples nettement alternes.

Au point de vue anatomique la racine est du type 8, la tige de l'adulte à moelle hétérogène et à écorce présentant de larges plages scléreuses. L'hypoderme de la feuille et la couche palissadique à plusieurs assises est également caractéristique.

12. — **TRIOMMA** Hook. f.

Nombre des espèces : 1.

Espèce étudiée : *T. malaccensis* Hook. f.

Le genre *Triomma* est encore, à l'heure actuelle, l'un des plus mal connus puisque la diplostémonie de l'androgée n'est pas certaine et que les semences sont inconnues.

On sait cependant que la fleur est du type 3 avec ovaire 2-3 loculaire, que le fruit est largement trigone, presque ailé, s'ouvre à maturité en trois valves et contient trois noyaux durs, ligneux, non soudés entre eux ce qui rapproche évidemment ce genre monotype des *Aucoumea* et *Bosurellia* mais plus particulièrement de ces derniers à cause de l'ovaire et du disque.

Tige. — La tige présente une moelle à cellules presque homogènes renfermant quelques mâcles d'oxalate à la périphérie ; les

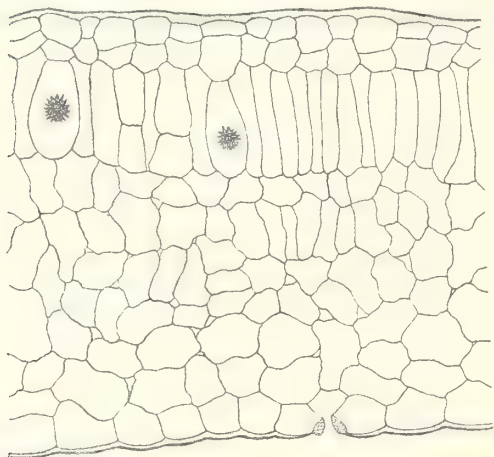


Fig. 49. — *Triomma malaccensis*. — Coupe transversale du limbe d'une foliole : Gr. 215.

rayons médullaires sont uni- ou bi-sériés ; le péricycle continu, à peine festonné, est à cellules dissemblables ; l'écorce contient quelques sclérites et il y existe de l'oxalate en cristaux simples ou en mâcles ainsi que dans le liber secondaire.

Feuille. — Le pétiole offre un anneau fermé libéro-ligneux, mais ni sclérites, ni oxalate, ni faisceaux anormaux.

Le limbe possède un hypoderme comme chez l'*Aucoumea* mais n'a qu'une seule assise palissadique et contient des mâcles d'oxalate peu nombreuses mais disséminées un peu partout.

On voit que les affinités morphologiques sont surtout avec les *Boswellia* et les ressemblances anatomiques plutôt avec l'*Aucoumea* car, comme nous allons le voir, les *Boswellia* n'ont pas d'hypoderme dans la feuille.

13. — **BOSWELLIA** Roxb.

Nombre des espèces : 15.

Espèces étudiées : *B. papyrifera* A. Rich., *B. serrata* Roxb., *B. socotrana* Balf. f.

Tige. — Chez le *B. papyrifera*, la moelle est formée de cellules homogènes à parois minces, lignifiées, au milieu desquelles se trouvent des canaux sécréteurs simples, sans faisceaux anormaux. On en a indiqué également chez le *B. serrata*, et Solereder en

donne même une figure ; dans des échantillons parfaitement authentiques nous n'en avons pas trouvé trace : la présence des canaux sécréteurs médullaires n'est donc pas constante, ou ce sont les auteurs qui ont commis une erreur et ont étudié une espèce pour l'autre, ce qui me semble fort vraisemblable. En effet, si l'on considère la coupe du *B. serrata* donnée par Solereder et présentant des canaux sécréteurs médullaires, on remarque que le péricycle est continu comme chez le *B. papyrifera*, alors que nous l'avons toujours trouvé discontinu chez le *B. serrata*.

L'oxalate manque dans la moelle chez le *B. papyrifera*, mais il existe en cristaux chez le *B. serrata* ; dans cette dernière, on rencontre de nombreuses plages sclérifiées dans le liber. Les sclérites manquent totalement dans l'écorce où l'on rencontre des dépôts d'oxalate en cristaux simples chez le *B. serrata*, en mâcles chez le *B. papyrifera*.

Il est intéressant de rappeler ici les résultats des recherches de Peter (1) sur les *Boswellia* et le *B. Carteri* en particulier ; ses conclusions signalaient :

« 1° L'apparition d'un simili cambium dans la partie la plus âgée du bois secondaire à la base lésée des jeunes pousses ;

2° La formation régressive d'un tissu collenchymateux dans le parenchyme de la moelle et de l'écorce primaire de la tige ;

3° La formation du suber dans la moelle par suite de lésion. »

Feuille. — Le pétiole présente un cercle complet de faisceaux avec péricycle continu et oxalate. Le limbe a un épiderme supérieur à cellules épaissies, pas d'hypoderme mais plusieurs couches palissadiques et des mâcles d'oxalate.

Chez le *B. papyrifera* on rencontre d'énormes poils tecteurs sclérifiés, unicellulaires et des poils capités formés d'une masse sphérique de plusieurs cellules, portée par un pédoncule de deux cellules en général, toutes étant à parois épaissies.

La structure du limbe des folioles du *B. socotranu* est assez différente : l'épiderme supérieur est formé de très grandes cellules à parois minces, cubiques, régulièrement juxtaposées

(1) *Sitzungber. Kais. Akad. Wiss. Wien. Math. naturw. Klasse* (1903 et 1904).

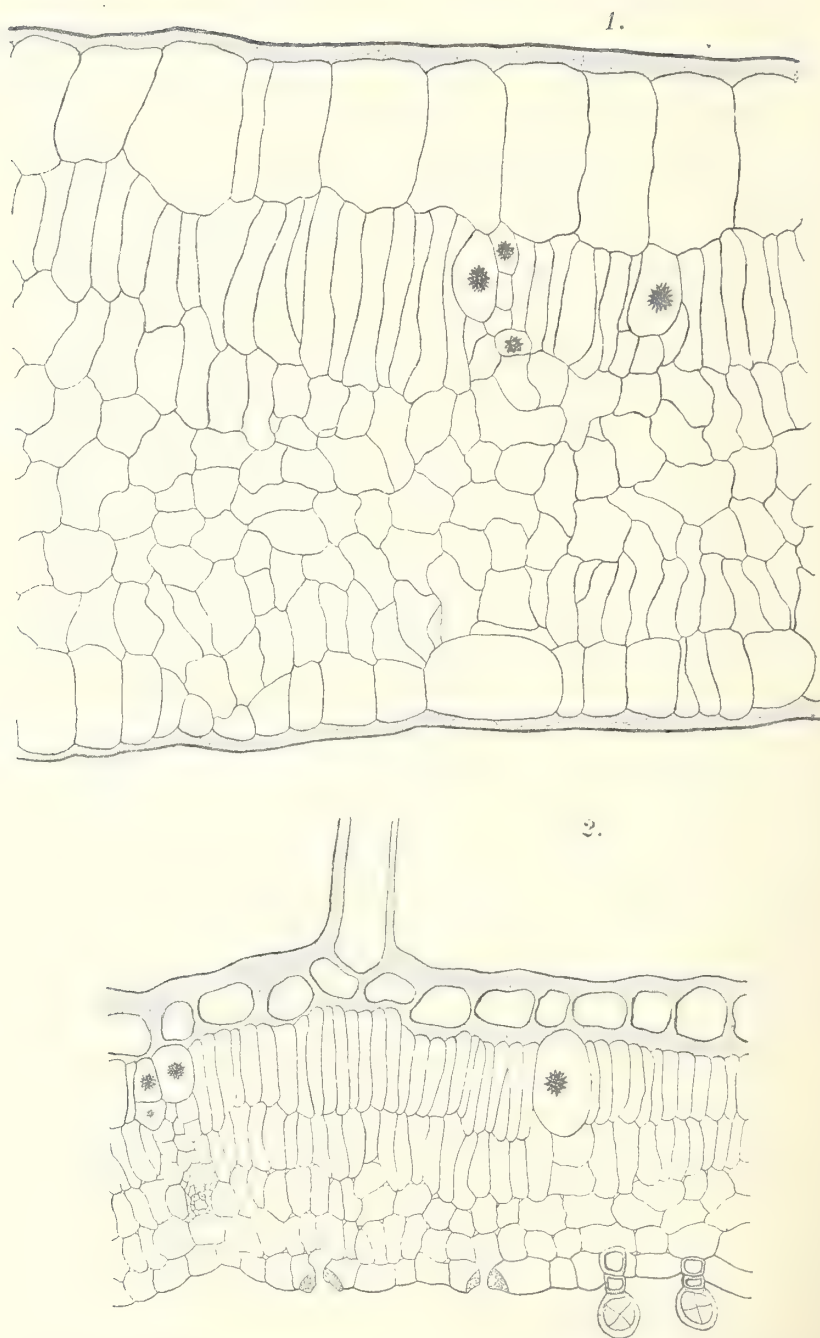


Fig. 30. — Coupes transversales de folioles de *Boswellia*. — 1, *B. socotrana*;
2, *B. papyrifera* : Gr. 215.

comme dans un tissu en palissade ; l'épiderme inférieur présente, lui aussi, de grandes cellules, mais au lieu de former un tissu continu, elles constituent des masses lenticulaires juxtaposées ; on trouve de l'oxalate en mâcles dans les cellules renflées du tissu en palissade et dans les nervures. Ces dernières sont revêtues de poils sclérifiés, crochus à l'extrémité comme chez *B. papyrifera*.

Chez le *B. Carteri*, Peter a décrit et figuré un épiderme supérieur analogue à celui du *B. socotrana*, mais l'épiderme inférieur ne présentait rien de particulier ; il a également signalé chez le *B. Carteri* des poils capités ordinaires et des poils tecteurs particuliers allongés et sclérifiés comme chez le *B. papyrifera* mais pluricellulaires et dentés sur les bords.

Fleur. — On sait que les fleurs des *Boswellia* sont dialy-

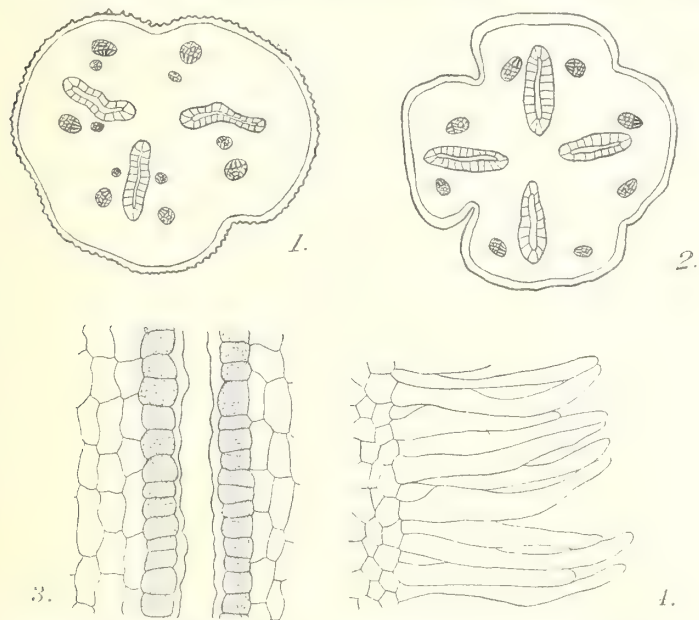


Fig. 51. — Fleur des *Boswellia*. — 1, coupe transversale schématique du style de *B. serrata* ; 2, de *B. papyrifera* : Gr. 40 ; 3, coupe longitudinale d'un cordon de tissu conducteur du tube pollinique de *B. serrata* ; 4, papilles du style de *B. serrata* : Gr. 215.

pétales, du type 5 avec 10 étamines libres insérées en dehors du disque annulaire et ont un ovaire à 2-4 loges biovulées (1).

(1) On a décrit l'ovaire comme n'ayant que 2-3 loges, il y en a pourtant souvent une quatrième parfaitement développée chez le *B. papyrifera*.

Chez *B. papyrifera*, les pétales et les sépales sont glabres, ne possèdent à leur face interne aucune papille et en coupe ne présentent pas de lacunes sécrétrices.

Le disque est au contraire couvert de papilles sur sa face interne, tandis que le style en est dépourvu comme le périanthe.

Chez le *B. serrata* au contraire, les pétales velus en dehors, montrent en dedans de très nombreuses papilles et possèdent de vastes lacunes arrondies.

Le disque est papilleux avec stomates très nombreuses; en coupe, on constate qu'il est abondamment vascularisé. Le style est, de même que les pétales, revêtu de papilles semblables à celles du disque, et il y existe autant de cordons de tissu conducteur du tube pollinique que de carpelles formant chacun une masse allongée avec lumière en leur milieu; chaque cordon est accompagné à droite et à gauche d'un faisceau libéro-ligneux doublé (pas chez le *B. papyrifera*) d'un autre faisceau plus petit; les cordons se réunissent en une seule masse étoilée à la base du style.

Fruit et embryon. — A maturité, le fruit est formé de

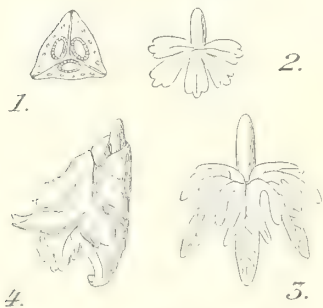


Fig. 52. — *Boswellia serrata*. — 1, fruit coupe transversale $\times 1/3$; 2, embryon très jeune $\times 8/3$; 3, embryon plus âgé $\times 8/3$; 4, embryon adulte $\times 8/3$.

2-4 valves, ordinairement 3, portant suspendue à leur partie supérieure chacune un noyau osseux uniloculaire renfermant un seul embryon, et d'un axe persistant après la chute des valves.

L'embryon contenu est d'abord plan avec une tigelle bien développée et des cotylédons composés-palmés à 5 divisions, chacune de celles-ci étant tronquée à son extrémité et y présentant 3 dents.

Si l'on suit le développement, on constate que la dent médiane se développe énormément plus que les deux latérales, en sorte que, à maturité, chaque lobe est denté latéralement; en même temps qu'a lieu cette transformation, les cotylédons se plissent suivant le plan de symétrie perpendiculaire au limbe cotylédonaire et les lobes se contournent, ce qui fait que la tigelle est enveloppée par

les cotylédons et qu'on n'en voit plus que l'extrémité.

Un dessin d'embryon du *B. serrata*, publié par Berg (1) montre bien des cotylédons divisés mais non plissés et ne représente qu'un stade très jeune.

En coupe, la tigelle présente 4 faisceaux ; le canal sécréteur y est constitué des le procambium. Les formations libéro-ligneuses apparaissent d'abord dans les cotylédons.

Le genre *Boswellia* se distingue donc bien du genre *Aucoumea* par son disque nectarifère continu et ses cotylédons divisés, sans parler de l'anatomie de la feuille.

14. — BURSERA L. em. Triana e Planch

Nombre des espèces : 62.

Espèces étudiées : *B. angustata* Griseb., *B. aptera* Ramir., *B. biflora* Rose., *B. bipinnata* Engl., *B. Galeottiana* Engl., *B. graveolens* Triana et Planch., *B. jorullense* Kunth., *B. lancifolia* Engl., *B. multijuga* Engl. (= *B. Pringlei* Wats.), *B. Simaruba* L., *B. tonkinensis* Mihi.

Le genre *Bursera* est peut-être l'un des genres de Burséracées où l'anatomie est le plus variable dans ses détails tout en restant constante dans son ensemble.

La forme générale des coupes de la base du pétiole — de ce qu'on a fort justement appelé la « caractéristique » — ainsi que la disposition des faisceaux libéro-ligneux à cet endroit, est en effet variable d'une espèce à l'autre, du moins pour les espèces étudiées. En particulier il est remarquable que le pétiole ne présente pas un anneau libéro-ligneux fermé chez certaines espèces (*B. Galeottiana* et *aptera* par exemple), tandis que chez d'autres (*B. Simaruba*, *tonkinensis*, etc...) l'anneau est fermé.

Tige. — La tige ne présente jamais de faisceaux ni de canaux médullaires, mais les cellules de la moelle sont tantôt polygonales, à parois minces, sans lacunes (*B. Simaruba*, *jorullense*, *tonkinensis*), tantôt arrondies, à parois épaisses et laissant entre elles

(1) Charakteristik der für die Arzneikunde und Technik Wichtigsten Pflanzengattung. Berlin, 1861.

des lacunes relativement considérables (*B. multijuga*, *graveolens*), mais nous n'avons jamais rencontré de cellules médullaires sclérifiées.

Le péricycle est sensiblement circulaire, non festonné et formé d'arcs juxtaposés; toutefois chez le *B. multijuga* il est discontinu et constitué seulement par des îlots de sclérénchyme correspondant aux premiers gros canaux sécréteurs libériens; il n'est pas homogène, des groupes de petites cellules polygonales étant juxtaposés ou mélangés à de grandes cellules plus ou moins arrondies.

Le liber n'offre rien de particulier si ce n'est exceptionnellement quelques fibres sclérifiées (nous n'en n'avons observé qu'une demi-douzaine chez le *B. graveolens* seulement).

Enfin, l'écorce n'offre aussi que rarement des sclérites disséminées ou réunies par petits groupes (*B. jorullense*).

En général, il existe des dépôts d'oxalate mais les mâcles, lorsqu'elles existent, sont presque toujours localisées dans un tissu à l'exclusion des autres : ainsi, chez les *B. Simaruba* et *jorullense*, les cristaux simples se trouvent dans la moelle et le péricycle, les mâcles dans l'écorce; chez le *B. multijuga*, les

cristaux sont dans l'écorce, les mâcles dans le liber; chez le *B. graveolens*, les mâcles sont dans la moelle, les cristaux dans tous les autres tissus; enfin chez le *B. tonkinensis*, les cristaux existent dans la moelle, le péricycle et l'écorce, mais les mâcles font complètement défaut.

Vesque (1) caractérise la tige des Térébinthacées, des *Bursera* et de quelques Éricacées parce que :

(1) *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 6^e série, t. II, p. 153.

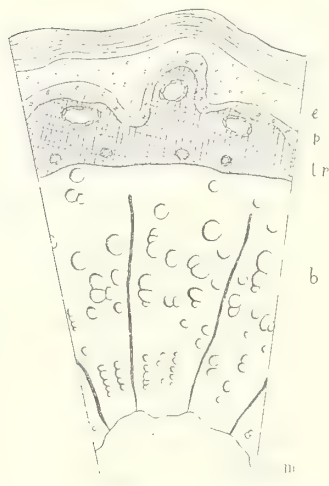


Fig. 53. — Coupe transversale de la tige de *Bursera tonkinensis*. — e, écorce; p, péricycle; lr, liber; b, bois; m, moelle; Gr. 20.

« il y a des fibres libériennes primaires formant une zone aplatie à la limite du bois primaire ».

tandis que chez d'autres espèces étudiées par lui :

« il y a des fibres libériennes primaires isolées ou en petits groupes isolés ».

Cette clef nous semble bien attaquable dans l'état actuel de nos connaissances, au moins pour les *Bursera* qui seuls nous occupent ici. D'abord, qu'est-ce que ces « fibres libériennes primaires » ? Comme nous l'avons indiqué, les fibres libériennes sclérifiées sont extrêmement rares et ne sauraient par conséquent former une zone continue ; il semble donc que Vesque ait eu en vue la zone scléreuse concentrique et immédiatement externe par rapport au liber et, par suite, son interprétation de la valeur de ce tissu qui constitue le péricycle serait erronée. Ensuite, nous avons mentionné que cette zone péricyclique n'est pas toujours continue (*B. multijuga*) et, par suite, l'opposition entre « une zone continue » et « des groupes isolés » comme caractérisant le genre *Bursera*, disparaît entièrement.

Feuille. — Comme nous l'avons dit, le pétiole est peut-être l'organe présentant le plus de variations anatomiques dans le genre *Bursera* : il est cylindrique avec anneau de faisceaux libéro-ligneux protégé par un anneau fermé de sclérenchyme chez les *B. Simaruba* et *tonkinensis*. Chez le *B. Galeottiana*, le pétiole est au contraire semi-circulaire avec quatre faisceaux en arc et deux masses latérales de collenchyme à la partie supérieure réunies entre elles par un étroit cordon de même tissu correspondant à une sorte de gouttière portant des poils tecteurs sclérifiés, unicellulaires et des poils sécréteurs « en escargot » tandis que la partie inférieure correspondant aux faisceaux est glabre mais papilleuse. Chez le *B. multijuga*, la disposition générale est analogue, mais le tissu collenchymateux est moins bien délimité ; par contre, il existe deux faisceaux supérieurs fermant le cercle de faisceaux bien que la couche scléreuse enveloppante ne forme pas un anneau fermé. On retrouve cette même disposition chez le *B. lancifolia*, avec cette différence qu'il y existe des cellules mucilagineuses. Chez le *B. aptera*, les faisceaux libéro-ligneux ne forment qu'un arc ouvert largement, mais

sont entourés d'une gaine collenchymateuse; il existe chez cette espèce, malgré son nom, de véritables ailes de chaque côté du pétiole mais non visibles à l'œil nu car elles sont rabattues sur la

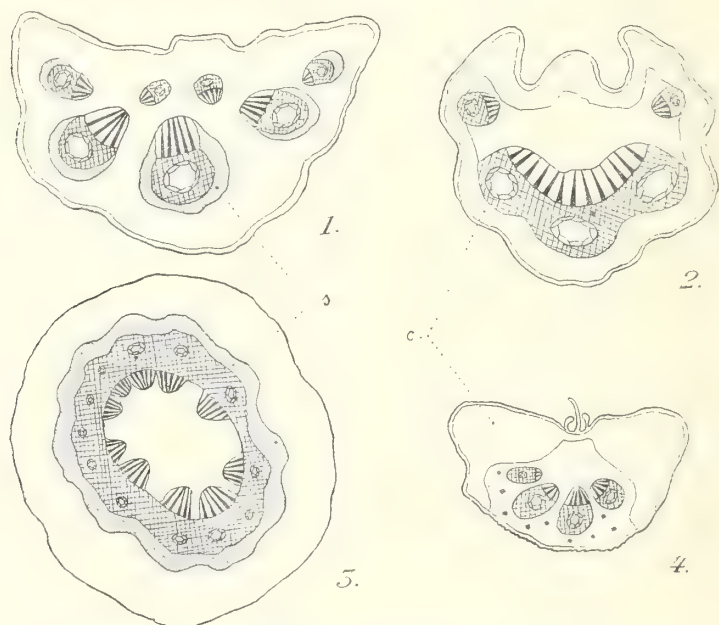


Fig. 54. — Schémas de coupes transversales de pétioles de *Bursera*. — 1, *B. Pringlei*; 2, *B. aptera*; 3, *B. tonkinensis*; 4, *B. Galeottiana*; s, sclérenchyme; c, collenchyme : Gr. 40.

saillie médiane. Chez beaucoup d'autres espèces, les ailes sont bien développées et sont, à tous points de vue, assimilables à des portions de limbe.

L'épiderme supérieur du limbe des folioles est à cellules régulières, non sécrétrices, chez le *B. Simaruba*, mais, le plus souvent, on rencontre des éléments mucilagineux constitués par des cellules arrondies, plus grosses, disséminées au milieu des cellules régulières plus petites (*B. multijuga*, *aptera*, *angustata*) ou groupés en masses lenticulaires limitées par des veinules (*B. biflora*), ou formant à elles seules tout l'épiderme (*B. bipinnata*); chez cette dernière espèce, les cellules mucilagineuses comparées aux autres cellules sont absolument énormes et occupent au moins la moitié de l'épaisseur de la feuille. Chez le *B. aptera* seulement, nous avons observé des cellules mucilagi-

neuses dans les deux épidermes qui, du reste, possédaient tous deux des stomates, mais chez les *Bursera* comme chez toute les Burséracées, il n'y a jamais de tissu palissadique qu'à la face supérieure et aucun tissu symétrique à la face inférieure: on ne saurait donc dire qu'une telle feuille est bifaciale (1).

Quant au tissu lacuneux, les seules variations qu'il présente est la présence ou l'absence de dépôts d'oxalate.

Fleur. — La fleur des *Bursera* est du type 4-5, le calice est formé de pièces soudées sur une plus ou moins grande longueur, mais les pétales sont entièrement libres. En coupe, on peut constater qu'ils ne sont pas papilleux et ne possèdent pas de cellules ni de lacunes sécrétrices en dehors des canaux libériens.

Les étamines sont libres et insérées en dehors du disque annulaire qui, chez le *B. multijuga* n'est revêtu que de papilles très courtes, presque nulles.

Le style présente autant de cordons conducteurs du tube pollinique que de loges dans l'ovaire, c'est-à-dire trois.

Fruit et embryon. — Le fruit est d'abord charnu, puis le péricarpe se dessèche et à maturité se détache en deux ou trois valves qui, en s'écartant, découvrent un noyau unique osseux,

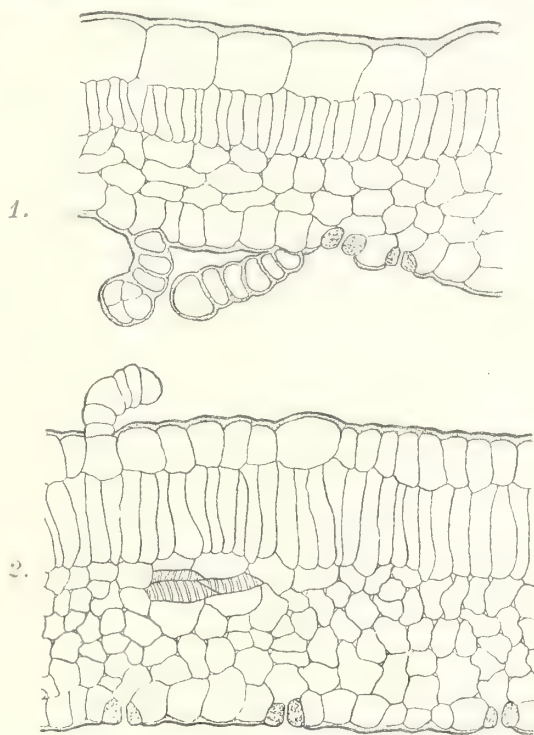


Fig. 55. — Limbes de folioles de *Bursera*. — 1, *B. graveolens*; 2, *B. Pringlei*: Gr. 215.

(1) Stépowski, *loc. cit.*

globuleux, ovoïde ou trigone. Celui-ci ne renferme qu'une loge fertile monosperme, mais les deux autres loges sont indi-

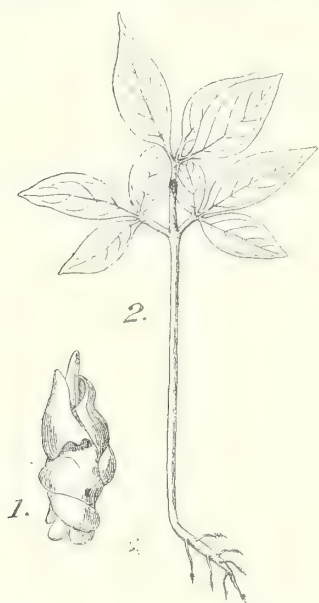


Fig. 56. — *Bursera Simaruba*. — 1, embryon $\times 5$; 2, germination $\times 1/6$ (d'après les croquis de l'herbier du Muséum).

quées par deux petites cavités à parois minces, friables et pouvant facilement se détacher de la loge fertile.

L'embryon contenu est à cotylédons verts, chiffonnés, repliés sans qu'il soit possible d'en saisir la forme.

Kunth (1) le premier a constaté que les cotylédons étaient laciniés jusqu'à leur base en trois divisions entières.

Malgré plusieurs envois de graines de *Bursera* du Mexique, des Antilles et du Brésil, nous n'avons pu obtenir de germinations, les noyaux étant tous stériles (2); cependant il existe, dans l'herbier du Muséum de Paris, quatre dessins dont nous ignorons l'auteur et portant cette

simple mention « Herb. Deless. »; ce sont probablement des dessins de germinations conservées dans l'herbier Delessert à Genève, ou des copies de dessins de ce même herbier. Quoi qu'il en soit, ces dessins montrent bien que les cotylédons sont composés palmés comme ceux des *Canarium*, mais les premières feuilles sont trifoliolées comme celles des *Protium*, des *Garuga* ou des *Pachylobus* et non simples comme chez les *Protium*; elles sont en outre opposées.

Le genre *Bursera* est donc bien caractérisé par son fruit et son embryon et montre une fois de plus que les genres à fleur du type 4-5 n'ont pas trace des faisceaux anormaux que nous avons rencontrés dans les genres à fleur du type 3.

(1) *Terebinthacearum genera*. Paris, 1824.

(2) Au dernier moment, nous nous procurons, grâce à M. Hubert, une germination de *Bursera* vérifiant en tous points les croquis de l'herbier du Muséum.

15. — **COMMIPHORA** Jacquin.

Nombre des espèces : 118.

Espèces étudiées : *C. africana* Engl., *C. Agallocha* Engl., *C. Boiviniana* Engl., *C. caudata* Engl., *C. fraxinifolia* Bak., *C. grandifolia* Engl., *C. Marchandii* Engl., *C. Myrrha* Engl., *C. Opobalsanum* Engl., *C. orbicularis* Engl., *C. Percilleana* Engl., *C. pulverulenta* Mihi, *C. tetramera* Engl.

Le genre *Commiphora* est celui qui se rapproche le plus du genre *Bursera* à cause de son fruit à péricarpe déhiscents à maturité après avoir été charnu, ne renfermant qu'un seul noyau pluriloculaire dont une seule loge est fertile, mais il s'en distingue bien nettement par sa morphologie florale.

Au point de vue purement anatomique, il n'est pas possible de trouver un critérium permettant de distinguer ces deux genres, néanmoins les coupes de tige et de feuille des *Commiphora* présentent un ensemble de particularités qui permettent très bien de les reconnaître sans avoir pourtant de critérium.

Tige. — La moelle est tantôt formée de cellules minces, polygonales (*C. caudata*, *C. Marchandii*, *C. orbicularis*), tantôt constituée par des cellules plus épaisses, arrondies, laissant entre elles de nombreux méats (*C. africana*, *Myrrha*, *Percilleana*).

Le bois présente de très nombreux rayons médullaires unisériés et un très grand nombre de fibres; par contre, les faisceaux sont peu nombreux et de petite taille.

Le liber présente des canaux sécréteurs volumineux et en grand nombre, ce qui explique la quantité considérable de gomme résine exsudée par ces plantes.

Les arcs péricycliques sont peu épais (1-3 couches de cellules, tantôt homogènes, tantôt hétérogènes), le plus souvent discontinus, parfois réduits à de petits amas de cellules scléreuses au niveau des plus gros canaux sécréteurs (*C. fraxinifolia*, *Marchandii*).

Nous n'avons jamais observé de sclérites dans l'écorce; par

contre, celle-ci présente de très nombreuses lenticelles qui peuvent atteindre la taille d'un pois chez le *C. fraxinifolia*.

Il existe assez souvent de l'oxalate dans les divers tissus : nous en avons rencontré en cristaux simples dans le liber et l'écorce du *C. Myrrha* et seulement dans l'écorce chez le *C. africana*.

On sait que la plupart des *Commiphora* possèdent deux sortes

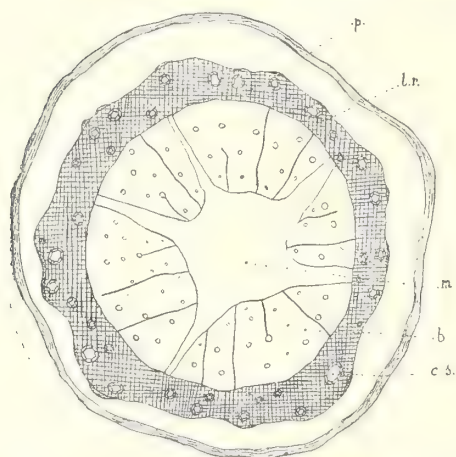


Fig. 57. — *Commiphora Marchandii*. Coupe transversale d'un rameau court. — *m.*, moelle ; *b.*, bois ; *lr.*, liber ; *cs.*, canaux sécréteurs, *p.*, péricycle : Gr. 20.

de rameaux, les uns développés normalement, les autres très courts, à croissance extrêmement lente, couronnés au sommet d'un bouquet de feuilles et portant souvent les inflorescences ; bon nombre d'espèces ont en outre l'extrémité des rameaux transformée en une épine conique, allongée. Les rameaux épineux et l'épine elle-même ne nous ont fourni aucune particularité ana-

tomique intéressante ; par contre, les rameaux courts (non épineux) des *C. Marchandii* et *orbicularis* nous ont montré une structure particulière : la moelle, au lieu d'être circulaire, était disposée en étoile dont les angles se prolongaient en une large bande médullaire insérée au milieu du bois, ainsi que d'énormes rayons médullaires, ce qui n'empêchait pas ceux-ci de coexister.

Feuille. — Le pétiole est ordinairement cylindrique, parfois aplati (*C. pulverulenta*) ou même déprimé au-dessus (*C. Agallocha* et *orbicularis*) ; normalement les faisceaux libéro-ligneux forment un cercle fermé, toutefois chez le *C. Opobalsamum*, ils ne sont disposés que suivant un arc largement ouvert ; presque toujours les cellules du pétiole, principalement celles de l'écorce, sont littéralement bourrées d'oxalate surtout en mâcles.

Les pétiolules sont entièrement comparables aux pétioles et ne présentent pas plus de renflements moteurs.

Le limbe présente ordinairement des cellules mucilagineuses

épidermiques, mais jamais d'hypoderme et une assise palissadique seulement; les principales variations portent sur la nature de l'épiderme, les poils et l'oxalate, mais nous ne saurions trop

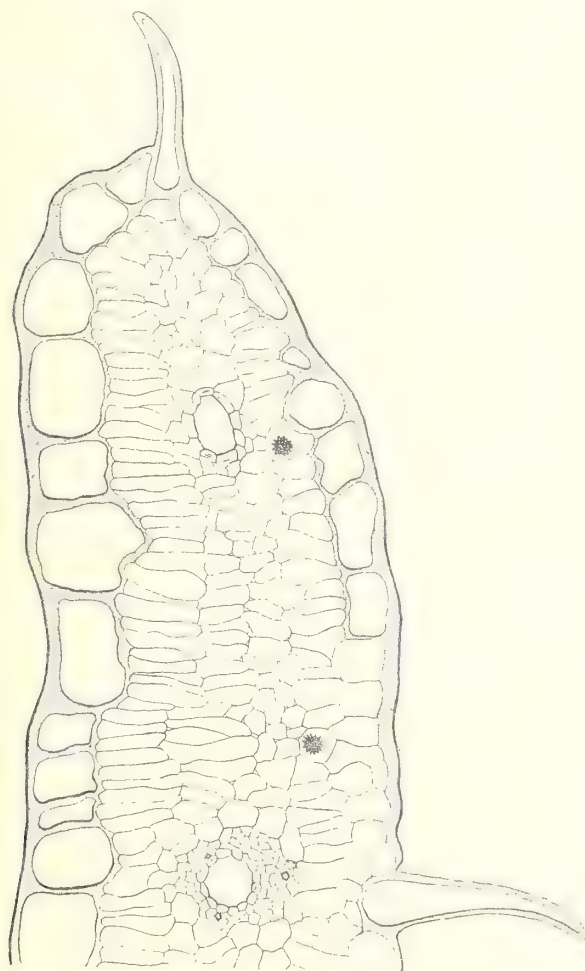


Fig. 58. — *Commiphora africana*. — Coupe transversale du limbe de la foliole terminale : Gr. 245.

répéter que ce dernier caractère ne nous semble rien avoir de spécifique.

Chez le *C. orbicularis*, l'épiderme supérieur est à grandes cellules mucilagineuses régulièrement disposées côte à côte; il existe des poils unicellulaires courts et très aigus et l'oxalate fait défaut.

Chez le *C. Agallocha* (1) les cellules de l'épiderme supérieur

(1) Comme plusieurs autres espèces, le *C. Agallocha* présente la curieuse

sont réduites en hauteur mais très dilatées horizontalement et bombées en dehors; il y a des mâcles en oursin dans tous les tissus, sauf l'épiderme supérieur.

Chez le *C. pulverulenta*, l'épiderme supérieur a une disposition analogue à celle que nous venons de décrire chez le *C. orbicularis*, mais il n'existe de mâcles que dans le tissu lacuneux; la pulvéulence roussâtre particulière à la face inférieure de la feuille est due à un très grand nombre de poils sécréteurs capités, les uns droits, les autres « en escargot » formés de cellules à parois très minces.

La structure est identique chez le *C. Marchandii*, à peu près identique chez le *C. Perrilleana* sauf l'absence de poils, et l'énormité des cellules de l'épiderme supérieur.

Chez les *C. africana* et *C. Opobalsamum*, il y a des cellules mucilagineuses dans les deux épidermes, des poils sclérifiés sur les deux faces et des dépôts d'oxalate en mâcles, mais dans la seconde de ces deux espèces elles sont surtout localisées dans l'assise lacuneuse la plus inférieure et située immédiatement au-dessus de l'épiderme.

Fleur. — La fleur présente une disposition que nous n'avons pas encore rencontrée : les sépales, les pétales et les filets des étamines sont soudés en cloche sur une plus ou moins grande longueur et ce tube est tapissé par le disque nectarifère concave et non annulaire; la partie libre des filets staminaux ne forme pas de tube particulier, chaque filet étant distinct.

Les matériaux nous ont presque complètement fait défaut pour l'anatomie; nous avons pu cependant constater que la partie soudée des deux verticilles du périanthe présentait à son intérieur de vastes lacunes sécrétrices.

Fruit. — Comme chez les *Bursera*, le fruit est d'abord charnu, puis le péricarpe se dessèche et s'ouvre en plusieurs valves à maturité et ne contient qu'un noyau osseux unique, à une seule loge fertile, mais montrant la trace de 1-3 autres loges avortées.

L'embryon est droit, à cotylédons minces, contournés, dont nous ignorons la forme, n'ayant eu que des fruits anciens

particularité d'avoir une grande foliole médiane avec deux autres, très petites, insérées à la base; ces dernières sont très rapidement caduques, en sorte que la feuille paraît le plus souvent simple.

et empoisonnés alors qu'il nous eût fallu des germinations.

Néanmoins le genre *Commiphora* est bien caractérisé par sa fleur et son fruit qui le distinguent très nettement des *Bursera* et, comme on va le voir, des *Garuga*.

16. — **GARUGA** Roxb.

Nombre des espèces : 6.

Espèces étudiées : *G. floribunda* Dene, *G. mollis* Turcz., *G. Pierrei* Mihi, *G. pinnata* Roxb., *G. sp.* (Jardin de Buitenzorg, VI, B, 88).

Tige. — Nous avons observé, ainsi que l'avait signalé Jadin, l'hétérogénéité des cellules de la moelle, les unes, grandes et allongées, contenant de gros cristaux d'oxalate entourant les autres plus régulières, de taille moindre et renfermant spécialement des matières tannantes. Les rayons médullaires sont unisériés et renferment aussi du tanin et de l'oxalate, ce dernier en cristaux simples.

Le bois est à texture serrée mais à éléments à parois très épaisses et à vaisseaux de diamètre assez faible.

Le péricycle scléreux forme autour du liber un anneau fermé; il y a en outre une zone de fibres sclérifiée presque continue dans le liber secondaire.

L'écorce contient beaucoup de tanin — aussi les indigènes de l'Indo-Chine l'utilisent-ils pour le tannage — et présente en outre des sclérites nombreuses, disséminées ou groupées en petits îlots d'une dizaine de cellules, en général de taille fort différente; dans les cellules scléreuses, aussi bien que dans les cellules restées cellulósiques, on rencontre des cristaux d'oxalate chez le *G. pinnata*.

Feuille. — Le limbe est mince et peu épais, sauf chez les *G. Pierrei* et *coriacea*? et ne comprend qu'une épiderme mince, une assise palissadique unique et trois ou quatre couches lacuneuses. Comme le pétiole, il est revêtu à sa partie supérieure, chez le *G. mollis*, de poils unicellulaires sclérifiés, longs et crochus à leur extrémité.

Fleur. — La fleur est du type 5, campanulée avec disque concave à la manière des *Commiphora*, mince et se terminant par de petites protubérances alternant avec les 10 filets staminaux ; dans ce tapis nectarifère les mâcles d'oxalate sont fréquentes, mais les papilles font défaut ; les stomates sont légèrement surélevés.

L'ovaire, à 5 carpelles limitant 5 loges biovulées, est petit par

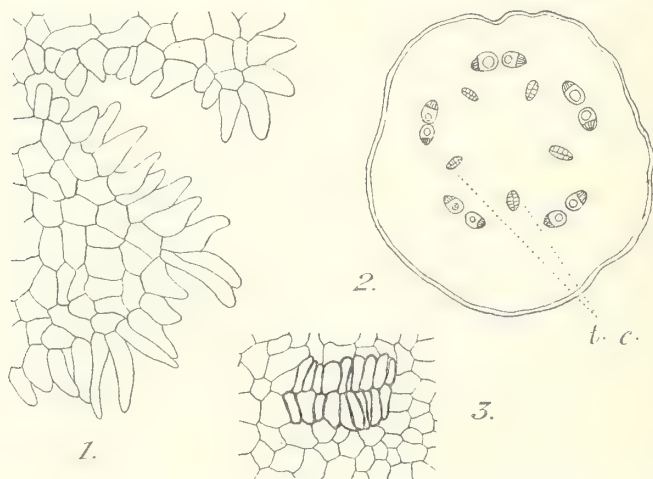


Fig. 59. — *Garuga Pierrei*. — 1, papilles stigmatiques : Gr. 215 ; 2, coupe transversale du style ; *tc*, cordons de tissu conducteur du tube pollinique : Gr. 40 ; 3, un de ces cordons plus grossi : Gr. 215.

rapport à la partie campanulée de la fleur et a des parois minces. Un premier cercle de faisceaux vascularise les parois des carpelles et un second, interne et orienté en sens inverse, nourrit les ovules et émet des prolongements dans le style.

Celui-ci est plein et présente cinq cordons de tissu conducteur du tube pollinique, à section elliptique qui alternent avec des groupes de deux faisceaux libéro-ligneux.

Les papilles stigmatiques sont courtes et on retrouve dans la couche immédiatement interne des mâcles d'oxalate.

Fruit et embryon. — Le fruit est charnu et indéhiscant, en général non velu et renferme de 1 à 5 noyaux globuleux ruminés à l'extérieur, osseux, très durs, uniloculaires et monospermes. L'embryon unique apparaît comme formé d'une tigelle très courte et de nombreux lobes cotylédonaux foliacés.

Germination. — Les graines que nous a envoyées M. le Dr Treub ne portaient pas de nom d'espèce, mais certains sujets issus de ces graines ont maintenant des feuilles adultes à folioles glabres, terminées par un long acumen et portées par des pétioles courts, qui correspondent assez bien à celles du *G. pinnata*.

Durant la germination qui est lente, même dans des serres coloniales se rapprochant des conditions de milieu de sous-bois tropical, le noyau éclate suivant un méridien et laisse échapper la radicule puis les cotylédons qui se déplient tout en émergeant de terre : on peut voir alors qu'ils sont composés-palmés à cinq lobes principaux, nous disons principaux, car fréquemment les lobes situés à droite et à gauche du lobe médian présentent deux petits lobes secondaires peu marqués situés du côté du lobe interne.

Les premières feuilles apparaissent tardivement et sont faussement opposées car elles n'apparaissent pas simultanément; ce n'est que vers la neuvième ou dixième

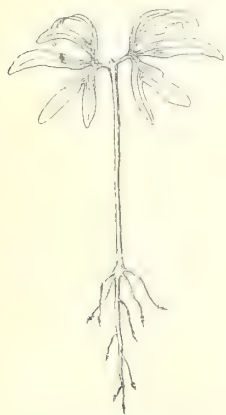


Fig. 60. — *Garuga pinnata*. — Cotylédons étalés $\times 1/3$.



Fig. 61. — Germination de *Garuga pinnata*.

feuille qu'elles sont franchement alternes; les feuilles primordiales sont à trois folioles serrées sur les bords, celle du milieu étant toujours plus grande et portée par un pétiole distinct,

tandis que les latérales sont sessiles. La huitième ou neuvième feuille commence à être à deux paires de folioles et le nombre s'accroît ensuite jusqu'à une dizaine de paires, en même temps qu'on voit apparaître de temps à autre à la base d'une foliole une pinnule, sorte de petit limbe sessile, orbiculaire, comparable à une stipule de second ordre : les stipules manquent cependant complètement dans tout le genre.

Il est bon de remarquer que les feuilles à trois folioles sont plus simples que les cotylédones à cinq divisions, ainsi que nous l'avons signalé chez les *Canarium*, ce qui est assez rare, les feuilles séminales (cotylédons), les feuilles primordiales et les feuilles adultes suivant un ordre de complication croissante et rappelant fréquemment, comme l'a montré M. Dufour pour les *Achillea* (1), le type des feuilles adultes d'espèces voisines.

Dans l'embryon, la radicule et la tigelle sont carrées et présentent quatre cordons procambiaux offrant déjà à leur intérieur un gros canal sécréteur. Les premiers vaisseaux puis le bois se forment avant même que les cotylédons ne soient sortis du noyau, la structure superposée remplace très rapidement la structure alterne et l'assise cambiale se forme dans l'axe hypocotylé en même temps que les premiers vaisseaux déformés et écrasés se résorbent sur place. Presqu'en même temps, on constate dans la racine, la constitution d'une assise génératrice périecyclique. Lorsque les formations libéroligneuses se sont rejointes de manière à former un manchon complet, les arcs périecycliques se sclérifient et l'oxalate commence à se déposer en mâcles dans l'écorce.

Après l'apparition des deux premières feuilles on peut constater qu'il existe des canaux sécréteurs dans le liber secondaire de l'hypocotyle et que les arcs périecycliques ont achevé de se sclérifier. Au même moment, commence à se former dans l'axe hypocotylé une assise subéro-phellodermique sous-épidermique. Dans le cotylédon, il existe cinq nervures correspondant à chaque lobe, mais il n'y en a que deux dans le pétiole cotylédonaire : une première ramification se produit pour innerver les lobes les plus externes, puis une seconde pour les lobes internes,

(1) *Observations sur les feuilles primordiales des Achillées* (C. R. Acad. des Sc., 24 juin 1907).

ce qui fait qu'en réalité les lobes ne sont pas insérés au même point (palmés) mais dépendent deux à deux les uns des autres (pennés).

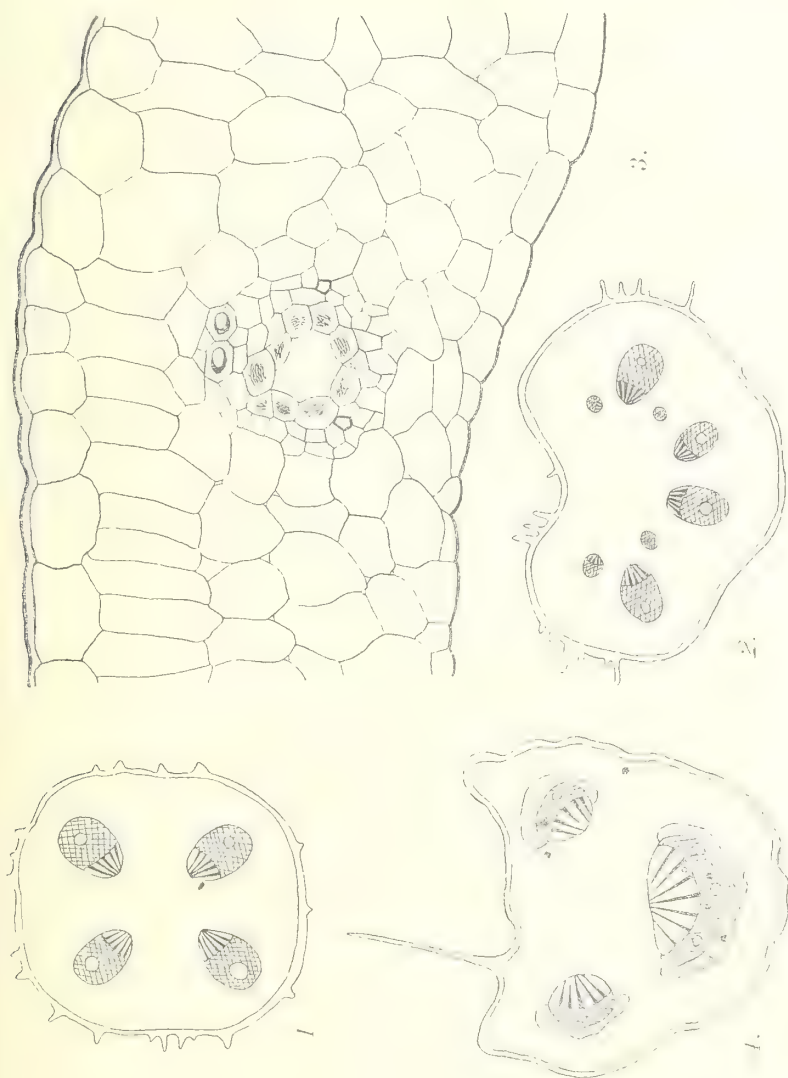


FIG. 62. *Gouape pinata*. — 1, coupe schématique de l'axe hypocotyle jeune; Gr. 40; 2, coupe schématique du *pétiole* de cotylédonaire; Gr. 40; 3, coupe d'un lobe cotylédonaire; Gr. 213; 4, coupe schématique du *pétiole* de la première feuille; Gr. 40.

Avant l'apparition de la première feuille, la tige, la face supérieure des lobes cotylédonaire et le bourgeon terminal sont revêtus de poils clairsemés, raides, unicellulaires, analogues à ceux revêtant les feuilles chez l'adulte dans certaines espèces; les premières feuilles sont parsemées de poils tecteurs

analogues et de poils sécréteurs capités formés d'une tige de plusieurs cellules superposées supportant une masse globuleuse pluricellulaire.

Les cotylédons, de même que les feuilles, ne présentent pas d'hypoderme et ne comportent qu'une seule assise palissadique.

Le genre *Garuga* est donc parfaitement caractérisé par sa fleur, son fruit et ses cotylédons.

17. — CANARIASTRUM Engl.

Une seule espèce connue : *C. Zenkeri* Engl. que nous n'avons jamais vue.

La description d'Engler indique que le fruit est charnu, indéhiscent, à trois noyaux uniloculaires, mais ne dit absolument rien de l'anatomie, de sorte qu'il n'est peut-être pas certain que ce soit une Burséracée.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE I. — CLASSIFICATION DES BURSÉRACÉES.

De l'exposé descriptif qui précède, on peut déduire les caractères anatomiques de la famille :

Racine. — A moelle lignifiée souvent envahie par le bois, liber à canaux sécréteurs se formant dans le procambium, péri-cycle scléreux, des sclérites ou non dans l'écorce.

Tige. — A moelle lignifiée, souvent en partie sclérifiée, présentant uniquement des canaux sécréteurs chez le *B. papyrifera* et des faisceaux libéro-ligneux anormaux orientés à contre-sens chez tous les *Canarium* ; liber à canaux sécréteurs ; péri-cycle scléreux, au moins en partie ; écorce avec ou sans sclérites, avec ou sans canaux sécréteurs ; assise subéro-phellodermique en général sous-épidermique. Oxalate en cristaux simples, en mâcles ou nul.

Pétiole. — Cyindrique ou aplati en dessus, parfois ailé, présentant presque toujours un cercle complet de faisceaux et des faisceaux anormaux chez *Canariellum*, *Pachylobus*, *Dacryodes*, *Santiria*, *Trattinickia* et *Canarium* ; parfaitement comparable à la tige.

Limbe de la feuille. — Jamais bifacial dans les espèces observées ; épiderme souvent mucilagineux, surtout l'épiderme supérieur, pas souvent papilleux ; rarement un hypoderme ; tissu palissadique en général à une seule assise ; assez souvent des stomates sur les deux faces ; souvent des poils tecteurs simples ou stellés, des poils sécréteurs capités et en « escargot » ; nervures, même les plus petites, pourvues d'un canal sécréteur libérien ; oxalate ou non ; rien ne prouve la « prédisposition particulière à avoir des domaties ».

Fleur. — Périanthé avec ou sans lacunes sécrétrices, papilleux ou non ; disque papilleux ou non, vascularisé ou non, stomatifère ou non ; stigmate toujours, style rarement papilleux, tissu conducteur du tube pollinique à cellules allongées, à

parois gélifiées, en général formant autant de cordons que de loges de l'ovaire ; ovaire pluriloculaire, à chaque loge à deux ovules dont un avorte normalement, anatropes, insérées dans l'angle des loges, ovules bitegminés, sans albumen, à long suspenseur chez *Canarium*.

Embryon. — A cotylédons minces ou charnus, entiers lobés ou divisés jusqu'à leur base (composés) en général plissés, (sauf *Tetragastris* et *Crepidospermum*), rarement verts dans le noyau, droit (légèrement courbe chez *Crepidospermum*) à radicule supère bien développée ou bien rudimentaire (*Santiria*).

Développement. très accéléré ; cotylédons épigés avec ou sans chlorophylle ; axe hypocotylé long ; premières feuilles opposées ou franchement alternes, jamais stipulées, souvent plus simples que les feuilles séminales.

De tout cela, il n'y a que deux caractères anatomiques absolument fixes :

1° La présence de canaux sécréteurs libériens primaires apparaissant dans le parenchyme procambial puis entourés par le liber ;

2° L'existence d'un péricycle sclérifié, au moins en partie.

Toutefois on peut distinguer certains groupes anatomiques parfaitement délimités, ce que nous indiquerons par le tableau suivant qui peut servir, dans les connaissances actuelles, de classification anatomique des Burséracées.

Classification anatomique des Burséracés.

A. Des faisceaux anormaux :

a. Dans la tige et la feuille..... *Canarium*

b. Dans la feuille seulement.

α. Pas d'hypoderme dans la feuille..... ..	} <i>Santiria.</i> <i>Pachylobus.</i> <i>Trattinickia.</i>
β. Hypoderme dans la feuille.	
+ A une seule couche.....	

++ A plusieurs couches.....	<i>Canariellum.</i>
-----------------------------	---------------------

B. Pas de faisceaux anormaux :

- | | | |
|---|---|------------------------|
| a. Hypoderme dans la feuille..... | } | <i>Aucoumea.</i> |
| | | <i>Triomma.</i> |
| | | <i>Boswellia.</i> |
| | | <i>Bursera.</i> |
| | | <i>Commiphora.</i> |
| b. Pas d'hypoderme dans la feuille..... | } | <i>Garuga.</i> |
| | | <i>Tetragastris.</i> |
| | | <i>Crepidospermum.</i> |
| | | <i>Protium.</i> |
| | | <i>Scutinanthe.</i> |

Nous ignorons dans quel groupe placer le *Canariastrum*.

En se basant uniquement sur les fruits, les semences et les germinations, on peut établir la classification suivante que nous exprimerons aussi sous forme de clef dichotomique de façon à la rendre pratique pour les collections de graines et les services de culture où le plus souvent on envoie des fruits et des graines complètement dépourvus d'échantillons botaniques permettant l'étude de la fleur.

On saura d'abord qu'on aura affaire à une Térébinthacée par une coupe dans un organe quelconque des germinations permettant de voir s'il y a des canaux sécréteurs libériens, et qu'il s'agit en particulier d'une Burséracée en regardant dans le noyau s'il n'existe pas trace d'un second ovule avorté, au moins dans la loge fertile.

Classification des Burséracées d'après le fruit, les graines et les germinations.

A. Fruit indéhiscent.

a. Un noyau pluriloculaire.

α. Cotylédons plissés, non entiers.

+ Cotylédons composés.

Δ Première feuille simple..... *Canarium.*ΔΔ Première feuille trifoliée..... *Pachylobus.**Insertæ sædis*..... { *Dacryodes.*++ Cotylédons seulement lobés..... { *Trattinickia.**Insertæ sædis*..... *Canariellum.*β. Cotylédons plissés, entiers..... *Scutinanthe.*

b. 1-5 noyaux uniloculaires.

α Cotylédons non plissés.

+ Cotylédons non incurvés..... *Tetragastris.*++ Cotylédons incurvés..... *Crepidospermum.*

β. Cotylédons plissés.

+ Cotylédons composés..... *Garuga.*++ Cotylédons seulement lobés..... *Protium (pro parte).*

B Fruit déhiscent.

a. 1-5 noyaux uniloculaires.

α. Cotylédons plissés.

+ Cotylédons non entiers.

Δ Cotylédons lobés *Protium* (pro parte).ΔΔ Cotylédons composés *Boswellia*.++ Cotylédons entiers *Aucoumea*.*Insertæ sædis* *Triomma*.

b. Un noyau pluriloculaire.

α. Cotylédons plissés.

+ Cotylédons composés.

Δ Première feuille trifoliolée *Bursera*.

Cotylédons?

Première feuille ? *Commiphora*.

Par son fruit indéhiscant, à trois noyaux uniloculaires le *Canariastrum* se placerait au voisinage des *Tetragastris*, *Crepidospermum*, *Garuga* et *Protium*.

Il est intéressant de comparer ces résultats à ceux qu'on obtient par la seule étude de la fleur.

Classification des Burséracées uniquement d'après la fleur.

A. Fleur du type 3.

a. Dialypétale.

α. Anthères non adnées.....	{	<i>Canarium</i> .
		<i>Canariellum</i> .
		<i>Santiria</i> .
		<i>Pachylobus</i> .
β. Anthères adnées.....		<i>Dacryodes</i> .

b. Gamopétale..... *Trattinickia*.

B. Fleur du type 3-4.

a. Gamopétale..... *Tetragastris*.

b. Dialypétale.

α. Isostémone..... *Crepidospermum*.

β. Diplostémone.

+ Réceptacle plan.

Δ. Disque annulaire.

⊙ Ovaire à 4-5 loges..... *Protium*.

⊙⊙ Ovaire à 2-3 loges.

□ Stigmate discoïde..... *Scutinanthe*.□□ Stigmate non discoïde..... { *Bursera*,*Boswellia*.*Triomma*.ΔΔ Disque à glandes séparées..... *Aucoumea*.

++ Réceptacle concave.

Δ Ovaire à 2-3 loges..... *Commiphora*.ΔΔ Ovaire à 5 loges..... *Garuga*.

Par sa fleur du type 3, dialypétale diplostémone (?), à réceptacle plan et disque continu, le *Canariastrum* se placerait au voisinage des *Protium*, *Scutinanthe*, *Boswellia*, *Triomma* et *Bursera*.

En combinant ces trois classifications on peut arriver à une classification rationnelle puisqu'elle est basée, non sur un seul caractère tiré de la fleur ou du fruit, mais sur tout un ensemble de particularités anatomiques et morphologiques; nous l'exprimerons encore sous forme de clef dichotomique afin de la rendre d'un usage commode.

Classification générale des Burséracées.

A. Fleur du type 3.

a. Dialypétale.

α. Anthères non adnées.

- + Faisceaux médullaires dans la tige..... 1. *Canarium*.
- ++ Pas de faisceaux médullaires dans la tige.
 - Δ Fruit symétrique suivant un axe.
 - Endocarpe ligneux..... 2. *Canariellum*.
 - Endocarpe parcheminé..... 3. *Pachylobus*
(sect. *Eupachylobus*)
 - ΔΔ Fruit symétrique suivant un plan seulement.
 - Cotylédons composés..... 3. *Pachylobus*
(sect. *Santiriopsis*).
 - Cotylédons lobés..... 4. *Santiria*.

- β. Anthères adnées..... 5. *Darryodes*.
- b. Gamopétale..... 6. *Trattinickia*.

B. Fleur du type 5-4.

- a. Gamopétale..... 7. *Tetragastris*.

b. Dialypétale.

- α. Isostémone..... 8. *Crepidospermum*.

β. Diplostémone.

+ Réceptacle plan.

Δ Disque annulaire.

- Ovaire à 4-5 loges..... 9. *Protium*.
- Ovaire à 2-3 loges.
 - Stigmate discoïde..... 10. *Scutinanthe*.
 - Stigmate non discoïde.

○ Fruit non ailé.

* Un seul noyau pluriloculé.....

11. *Bursera*.

* * Plusieurs noyaux uniloculés.....

12. *Boswellia*.

□□ Fruit ailé.....

13. *Triomma*.

- ΔΔ Disque à glandes séparées..... 14. *Aucoumea*.

++ Réceptacle concave.

- Δ Ovaire à 2-3 loges..... 15. *Commiphora*.

- ΔΔ Ovaire à 5 loges..... 16. *Garuga*.

2° Par les *Tetragastris* ne présentant ni faisceaux anormaux ni fruit indéhiscant et à un seul noyau pluriloculaire mais possédant comme les *Trattinickia* une corolle gamopétale.

CHAPITRE II. — AFFINITÉS DES BURSÉRACÉES.

On voit qu'il n'existe que peu de caractères absolument fixes chez les Burséracées: les fleurs sont *ordinairement dialypétales*, mais pas toujours (*Trattinickia*, *Tetragastris*), l'androcée est *généralement diplostémone*, mais est parfois isostémone (*Crepidospermum*), le *disque* nectarifère est *le plus souvent continu*, mais est formé de glandes séparées chez l'*Aucoumea*.

Le fruit est également *variable*.

Il est de même des *cotylédons ordinairement plissés*.

Mais il existe un caractère absolument fixe: le nombre des ovules dans chaque loge qui est de deux.

Nous avons vu, qu'au point de vue anatonique il y avait deux caractères absolument constants:

1° La présence de canaux sécréteurs dans le liber primaire, formés dans le procambium;

2° L'existence dans la tige et la racine d'un péri-cycle sclérifié au moins en partie; la sclérification n'existant naturellement pas dans les organes très jeunes, ce caractère n'a de valeur que pour l'adulte.

Nous venons de voir en outre que l'Amyrine se rencontre dans les sécrétions des Burséracées, mais aussi dans celles des Rutacées.

Les particularités absolument caractéristiques des Burséracées se réduisent donc seulement:

1° A la présence de canaux sécréteurs libériens formés dès le procambium;

2° A l'existence de deux ovules par loges de l'ovaire.

C'est le critérium des Burséracées, qui sera extrêmement précieux puisqu'il permet en n'ayant qu'une fleur, ou même qu'un fruit pourvu qu'il contienne un embryon, sinon mûr, au moins assez avancé, de reconnaître qu'on a affaire à une Burséracée.

Les limites de la famille étant ainsi nettement établies, celle-ci peut être décrite ainsi:

Plantes ligneuses, à feuilles alternes à l'état adulte, composées pennées, rarement simples, à fleur du type 3 ou 3-4, en général dialypétales et diplostémones, à étamines souvent soudées en tube à la base et à anthères biloculaires, à déhiscence longitudinale, à ovaire supère, à carpelles soudés limitant plusieurs loges biovulées, à placentation axile et à style unique. Fruit déhiscence ou non à 4-5 noyaux ligneux ou parcheminés, uniloculaires ou non, chaque loge ne renfermant qu'un embryon à radicule supère, presque toujours complètement droit, à cotylédons en général plissés, le plus souvent non entiers. Toujours des canaux sécréteurs dans le liber primaire et, chez l'adulte, un péricycle sclérifié, au moins en partie dans la racine et la tige. Résines ou gommés résines à « Resen » et à Amyrine.

Il est hors de doute que la famille doit donc se placer dans le groupe des Dicotylédones, dialypétales, à placentation axile, pistil libre, androcée ordinairement diplostémone, à anthères à déhiscence longitudinale, pourvues de cellules sécrétrices spéciales dans les tissus internes, c'est-à-dire au voisinage de Rutacées, Anacardiées, Simarubacées, Cuéoracées, Méliacées, Coriaracées, Sapindacées et Hippocastanacées ; il est également évident que les affinités les plus marquées se trouvent avec :

1° Les Rutacées dont les loges de l'ovaire renferment presque toujours plus d'un ovule (1) dont les filets staminaux sont assez souvent soudés en tube à la base et dont les résines renferment de l'Amyrine mais qui n'offrent pas de canaux sécréteurs libériens ;

2° Les Anacardiées, pourvues de canaux sécréteurs dans le liber et d'un péricyclele plus souvent scléreux mais n'ayant qu'un ovule par loge de l'ovaire ;

3° Les Méliacées, présentant en général deux ovules par loge ovarienne, et des filets staminaux soudés en tube ;

4° Les Simarubacées qui possèdent un système sécréteur interne mais dans le bois et un seul ovule par loge de l'ovaire.

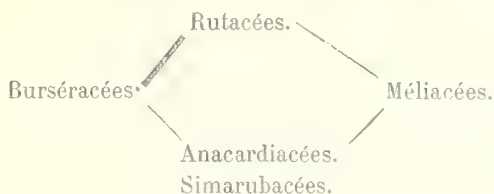
Quant aux soi-disant affinités avec les Juglandacées, nous ne

(1) Quand il y a plus d'un ovule, chez les *Evodia* par exemple, ceux-ci sont souvent suspendus l'un au-dessus de l'autre et non l'un à côté de l'autre comme chez les Burséracées, mais on trouve aussi des genres à deux ovules collatéraux, les *Zantoxylum* par exemple.

saurons mieux faire que de rappeler la phrase d'Eichler :

« Les feuilles composées des Juglandacées et leurs qualités aromatiques sont les seuls caractères qui rapprochent cette famille des Térébinthacées. »

On peut exprimer ces diverses affinités dans le schéma suivant où le trait fort indique les ressemblances les plus accentuées :



Bentham et Hooker, dans leur *Genera Plantarum*, ont éloigné les Anacardiacees des Burséracées qu'ils ont placées non loin des Rutacées ; Engler dans les *Pflanzenfamilien* a même accentué cette distinction.

D'APRÈS BENTHAM ET HOOKER :

<i>Rutacées.</i>	Célastrinées.
Simarubées.	Stackousiées.
Ochnacées.	Rhamnées.
<i>Burséracées.</i>	Ampélidées.
Méliacées.	Sapindacées.
Chaillétiacées.	Sabiacees.
Olacinées.	<i>Anacardiacees.</i>
Ilicinées.	

D'APRÈS ENGLER :

<i>Rutacées.</i>	Dichapétalacées.
Simarubacées.	Euphorbiacées.
<i>Burséracées.</i>	Callitrichacées.
Méliacées.	Empetracées.
Trigoniacées.	Coriariacées.
Vochysiacees.	Buxacées.
Trémendacées.	Limnanthacées.
Polygalacées.	<i>Anacardiacees.</i>

Sans vouloir tomber, comme Baillon, dans l'excès contraire en faisant des Burséracées et des Anacardiacees une seule famille, ne vaudrait-il pas mieux cependant les rapprocher, car « les détails anatomiques sont des faits comme les autres et il n'y a pas de raison pour les négliger (1) » et on doit en tenir compte dans une classification réellement naturelle, aussi proposons-nous de grouper les familles les plus voisines des Burséracées dans l'ordre suivant :

Rutacées.
Burséracées.
Méliacées.
Anacardiacees.

Simarubacées.
Cnéoracées.
Sapindacées.

(1) Alp. de Candolle, *La Phytographie*, p. 232.

CONCLUSION

Dans le présent exposé de nos recherches sur la structure comparée et le développement des Burséracées, nous nous sommes efforcé de réduire le texte au strict minimum; nous avons préféré décrire les faits brièvement et donner le plus possible de dessins, de schémas et de photographies, ce qui met les particularités de structure et d'aspect beaucoup plus en relief que ne saurait le faire la description la plus longue et la plus détaillée.

Il n'y avait guère sur l'anatomie des Burséracées que des études particulières ou des observations occasionnelles : Marchand, Jadin n'avaient étudié que la tige, Van Tieghem que les canaux sécréteurs, Vesque, Blenk, Eichler, C. de Candolle que la feuille, Moëller et Boorsma que le bois, etc. ; Stépowski n'avait observé que la tige et la feuille de dix-sept espèces; Solereder lui-même, dans son travail si important sur l'Anatomie systématique des Dicotylédones, s'était presque borné à recueillir les documents épars sur la famille, ne faisant que très peu d'observations personnelles. Seul Peter, à la suite de ses recherches sur le *Bosirellia Carteri*, s'était efforcé d'étendre ses recherches à tout le genre, mais s'était limité aux organes végétatifs (1).

Nous pensons donc être le premier à avoir entrepris un travail d'ensemble, sur la structure et le développement des Burséracées.

On n'avait aucun renseignement sur la structure anatomique de la fleur : nous avons montré que les pétales, les nectaires, parfois le style, étaient garnis de papilles mais qu'il n'y avait là que des caractères spécifiques manquant de généralité. Nous avons également indiqué que, presque toujours, le style présentait autant de cordons de tissu conducteur du tube pollinique que de carpelles.

Les faisceaux libéro-ligneux anormaux, c'est-à-dire orientés à contre-sens et internes par rapport à l'anneau libéro-ligneux, n'avaient été signalés que dans la tige des *Canarium*, nous avons trouvé que ces faisceaux se rencontraient aussi chez les *Canariellum*, *Santiria*, *Pachylobus*, *Dacryodes* et *Trattinickia*,

(1) On trouvera ci-après un index bibliographique dans lequel nous avons suivi l'ordre chronologique comme exprimant le développement historique de nos connaissances sur la structure des Burséracées.

c'est-à-dire chez tous les genres à fleur du type 3, dont nous avons fait nos *Canariinées*, mais que, chez ces cinq derniers genres, ils n'existaient que dans la feuille. Ayant suivi le trajet de ces faisceaux et saisi leur mode de formation, nous nous sommes convaincu qu'ils n'étaient pas et n'avaient jamais été des portions anormalement placées de faisceaux normaux.

Les particularités de structure de la feuille (présence d'un hypoderme) confirment les caractères uniquement morphologiques mais assez peu marqués, qui permettent de distinguer les *Dacryodes* des *Pachylobus*, les *Canariellum* des *Canarium*, et les *Aucoumea* des *Boswellia*.

Enfin nous nous sommes efforcé de faire connaître les embryons si curieux par leurs cotylédons contournés et plissés, le plus souvent composés, parfois seulement lobés, rarement entiers. Nous avons toutefois fait remarquer que les *Tetragastris* et les *Crepidospermum* s'éloignent du type général par leurs cotylédons non plissés et que ce dernier genre rappelait les Anacardiacées par son embryon légèrement courbe. Nous avons montré le grand intérêt que présentent les germinations puisqu'elles permettent de caractériser très nettement les genres.

Nous basant sur l'étude de la morphologie, de la structure et du développement, nous avons pu dégager les caractères qui permettent de distinguer les Burséracées des autres familles.

Les deux seuls qui soient absolument constants sont :

1° La présence de canaux sécréteurs libériens formés dès le procambium ;

2° L'existence de deux ovules par loge de l'ovaire.

En nous servant de ces caractères, nous avons recherché, pour terminer, quelles étaient les véritables affinités des Burséracées : comme l'ont pensé la plupart des auteurs, elles doivent se placer entre les Rutacées et les Anacardiacées, mais c'est indubitablement, ce nous semble, qu'on les a éloignées de cette dernière famille.

Pour être complet, il nous eût fallu des échantillons de *Canarium* et les semences de *Dacryodes*, *Trattinnia*, *Canariellum*, *Commiphora* et *Triomma*, mais il nous a été impossible de nous en procurer ; nous espérons que les voyageurs qui parcourent les régions où se trouvent ces genres voudront bien penser à nous et nous permettre ainsi de compléter ce travail.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE DES TRAVAUX SUR LA STRUCTURE DES BURSÉRACÉES

1866. L. MARCHAND, Recherches pour servir à l'histoire des Burséracées, I (*Adansonia*, VII).
1867. Id., Recherches pour servir à l'histoire des Burséracées, II (*Adansonia*, VIII).
1867. Id., Recherches sur l'organisation des Burséracées (*Adansonia*, VIII).
1868. Id., Recherches sur l'organisation des Burséracées. Paris.
1872. VAN TIEGHEM, Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 5^e série, XVI).
1873. VESQUE, Mémoire sur l'anatomie comparée de l'écorce (*Id.*, 6^e série, II).
1876. MOELLER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes (*Denskschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien*, XXXVI).
1877. DE BARY, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Ferne. Leipzig.
1877. HÖHNEL, Kork (*Sitzungsberichte der Wiener Akademie*, LXXVI).
1878. BAILLON, Sur les Burséracées (*Bull. de la Soc. linn. de Paris*, 1877).
1878. EICHLER, Blütendiagramme, I. Leipzig.
1879. C. DE CANDOLLE, Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones (*Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève*, XXVI).
1884. BLENK, Ueber die durchsichtigen Punkte in der Blättern (*Flora*, 1884).
1885. SOLEREDER, Ueber den systematischen Werth der Holzstructur bei den Dicotyledonen. Munich.
1888. TSCHIRCH, Ueber die Entwicklungsgeschichte einiger Secretbehälter und die Genesis ihrer Secrete (*Berichte der Botan. Garten*, 1888).
1890. WEISS, Beiträge zur Kenntniss der Korkbildung (*Denskschriften der Kgl. Bayerischen Botan. Garten zu Regensburg*, VI).
1890. EICHLER, Blütendiagramme, II.
1891. JOHANNSON, Noch wenig bek. Rinden.
1893. BECHERAZ, Ueber die Secretbildung in den Schizogenen Gängen (*Archiv für Pharmacie*, Bd CCXXXI).
1893. JADIN, Observations sur quelques Térébinthacées (*Journ. de Bot.*, VII).
1894. Id., Recherches sur la structure et les affinités des Térébinthacées (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 7^e série, XIX).
1894. Id., Contribution à l'étude des Térébinthacées. Montpellier.
1898. BOERGESEN et PAULSEN, Ømm Vegetationen paa de dansk-vestindiske Oer (*Botanische Tidsskrift*, XXII).
1899. SOLEREDER, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart.
1899. PITARD, Recherches sur l'anatomie comparée des pédicelles floraux et fructifères. Bordeaux.
1902. PAULSEN, Lufttrødder hos *Canarium commune* (*Videnskabelige Meddelelser Plantentuin. Kjøbenhavn*).
1902. BEILLE, Recherches sur le développement floral des Disciflores. Bordeaux.

1902. BARGAGLI-PIETRUCCI, Concrezioni silicee intracellulari nel legno secundario di alcune Dicotyledoni (*Malpighia*, XVII).
1903. PETER, Zur Anatomie der Vegetations-Organen von *Boswellia Carteri* (*Sitzungsberichte der Kais. Akademie zu Wien. Math. naturw. Klasse CXII*, et *Anzeiger der Akademie*).
1905. ARESCHOUG, Trop. vaext. bladbyggn (*Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar*).
1905. STEPOWSKI, Vergleichend-Anatomische Untersuchungen über die oberirdischen Vegetations-Organen der *Burseraceæ*, *Dipterocarpaceæ* und *Guttiferæ* mit besonderer Berücksichtigung der Sekrethälter. Berne.
1907. BOORSMA, Aloëholz (*Bull. du départ. de l'Agric. aux Indes néerlandaises*, VII).
1907. GUILLAUMIN, Les faisceaux anormaux chez les *Canarium* et genres affines (*Bull. du Mus. d'hist. nat.*, n° 7).
1908. Id., Sur la valeur et les affinités des genres *Pachylobus*, *Santiriopsis* et *Dacryodes* (*Id.*, n° 3).
1908. Id., Le *Porphyranthus* est-il une Burséracée? (*Journ. de Bot.*, 2^e série, I, n° 12).
1909. Id., Recherches sur le genre *Pachylobus* (*Id.*, 2^e série, II, n° 1).
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

Limites de la famille des Burséracées, sa position dans la classification.....	201
--	-----

PREMIÈRE PARTIE

(Partie descriptive.)

1. <i>Crepitospermum</i>	206
2. <i>Protium</i>	207
3. <i>Tetragastris</i>	213
4. <i>Trattinickia</i>	215
5. <i>Canarium</i>	219
6. <i>Canariellum</i>	249
7. <i>Pachylobus</i>	251
8. <i>Dacryodes</i>	253
9. <i>Santiria</i>	257
10. <i>Scutinanthe</i>	260
11. <i>Ancoumea</i>	262
12. <i>Triomma</i>	267
13. <i>Boswellia</i>	268
14. <i>Bursera</i>	273
15. <i>Commiphora</i>	279
16. <i>Garuga</i>	283
17. <i>Canariastrum</i>	288

DEUXIÈME PARTIE

(Partie systématique.)

CHAPITRE PREMIER. — <i>Classification des Burséracées</i>	289
Classification anatomique.....	290
Classification d'après les fruits, graines et germinations.....	291
Classification d'après la fleur.....	292
Classification générale.....	293
CHAPITRE II. — <i>Affinités des Burséracées</i>	295
Conclusions.....	298
Index bibliographique des travaux sur la structure des Burséracées....	300

QU'EST-CE QUE
L'ASPERGILLUS GLAUCUS?

ÉTUDE CRITIQUE ET EXPÉRIMENTALE DES FORMES
GROUPEES SOUS CE NOM

Par M. L. MANGIN

L'Aspergillus glaucus est une moisissure extrêmement répandue ; on la rencontre ordinairement sur les plantes d'herbier mal séchées, sur les objets en cuir abandonnés dans un milieu humide (chaussures, objets de sellerie), sur les fruits confits ou desséchés, sur les confitures, sur les noix, les noisettes, etc.

Une plante aussi commune devrait être bien connue et facile à distinguer, aussi ai-je été surpris, lorsque désirant identifier une moisissure violette, à fructifications d'*Aspergillus*, il m'a été impossible de trouver l'*Aspergillus glaucus* type parmi les moisissures que l'on désigne communément sous ce nom.

J'ai eu l'idée de recueillir de sources différentes toutes les formes d'*As. glaucus* que j'ai pu rencontrer et de les cultiver comparativement dans les milieux les plus variés.

Les premières observations m'ont permis d'établir que la grandeur, la forme, les ornements des conidies sont, pour une seule et même forme, essentiellement variables avec la nature du milieu et avec la température, de sorte que cette même forme répond, suivant les conditions de la culture, à des diagnoses différentes. Il est donc indispensable, pour préciser les limites de l'espèce, de comparer toutes les formes dans le même milieu et à la température optimum ; dans ces conditions, on constate que l'espèce *Aspergillus glaucus* est actuellement mal définie et comprend plusieurs groupes d'individus correspondant à autant de types spécifiques distincts.

Avant d'exposer le détail des recherches et de répondre à la question qui constitue le titre de ce travail, il convient d'examiner comment s'est constituée la notion d'*Aspergillus glaucus*.

APERÇU HISTORIQUE

Micheli, en 1729, créa le genre *Aspergillus* pour un certain nombre de moisissures qui lui paraissaient semblables par la disposition particulière de leurs spores, reliées entre elles en longs cordons rectilignes noueux, et qui parfois sont emboîtées dans un « placenta » sphérique. Micheli compare l'appareil sporifère à un aspersoir ou à un goupillon (1) et c'est pour cette raison qu'il appela son genre nouveau *Aspergillus*. Mais les données fournies par Micheli n'étaient pas assez précises pour assurer l'autonomie du genre. Si Haller l'a conservé, Gleditsch, Gmelin, Bulliard, Persoon l'ont confondu avec des formes très différentes soit sous des noms divers : *Byssus* de Gleditsch, *Monilia* de Gmelin, *Mucor* de Bulliard, soit comme Persoon, sous le nom d'*Aspergillus* qui renferme le *Monilia racemosa*, le *Monilia digitata* (*Penicillium glaucum* Link).

Link (2), en 1809, a rétabli le genre *Aspergillus* avec la limite étroite que lui avait assignée Micheli et en le séparant du genre *Monilia*. Ses vues furent acceptées par Nees v. Esenbeck et Martius sans être enrichies d'observations nouvelles. Mais par l'absence de données précises sur la structure des pédicelles fructifères, l'imprécision de la diagnose était telle encore que Link conserve dans son genre *Aspergillus*, l'*A. marinus* devenu aujourd'hui le *Syzygites megalocarpus* et l'*A. globosus* devenu le *Sporodinia grandis*; aussi ne faut-il pas s'étonner que Brongniart ait caractérisé les *Aspergillus*, rapprochés des Mucorées, par des sporules globuleuses, d'abord renfermées dans l'intérieur des filaments, puis réunies par groupes serrés autour des extrémités des rameaux. D'autre part, Sprengel confond les *Aspergillus* avec *Mucor Syzygites* sous le nom de « *Gastromycetes* », caractérisés

(1) Micheli, *Aspergillus dicitur a forma aspersorii quo in sacris utimur quam præ se fert* (Micheli, *Nova plantarum genera*, 1729, p. 213).

(2) Link, *Observationes in Ordines plantarum naturales. Dissert.*, I, 1809, p. 15.

par des « sporidia sporangiis inclusa » et Fries (1), dans son *Systema mycologicum* (1832), caractérise le genre *Aspergillus* en ces termes : « Sporidia simplicia, globosa, seriatim conglutinata, in capitulum rotundatum circa apices clavatos, arcte congesta ».

Corda était donc bien fondé à écrire en 1840, à propos de l'*Aspergillus glaucus*, que « cette plante si commune a été toujours jusqu'ici très incomplètement décrite et figurée ». La suite de cette notice montrera que cette observation est encore fondée aujourd'hui, soixante-dix ans après Corda.

C'est lui, le premier qui a précisé la diagnose du genre *Aspergillus* et complété cette diagnose par des dessins d'une grande netteté (2). Il a bien observé les stérigmates et reconnu leur rôle dans la formation des spores. D'après lui, en effet : « la surface de la cloison (de l'extrémité renflée du pédoncule fructifère) est couverte de cellules courtes, verruqueuses, arrondies au sommet et serrées les unes contre les autres ; ces cellules sont les formateurs des spores et le support des chaînes de spores. « Les spores sont formées au sommet de chacune de ces verrues et chaque spore vieille est repoussée par la suivante plus jeune et formée ensuite... »

Corda décrit l'*Aspergillus glaucus* dont les spores ont une membrane épaisse et réfringente, dont la surface est couverte de petites verrues plus ou moins serrées, souvent aussi clairsemées.

La diagnose est la suivante : Hyphasmate effuso, ramosissimo, repente ; stipite erecto simplici, continuo albo dein sub olivaceo ; capitulis globosis cellulis nanis confertis tectis ; catenis sporarum fasciculatim junctis, subaequalibus, glaucis, virescentibus, vel olivaceofuscis ; sporis globosis, verrucosis, episporio firmo, nucleo compacto globoso hylo spurio.

A côté de l'*Aspergillus glaucus* ainsi défini et figuré, Corda décrit l'*A. glaucus* var. *repens* (3), « hyphasmate laxissimo, e fibris longissimis repentibus constipato ; capitulis glauco-

(1) Fries, *Systema mycologicum*, III, p. 383, 1829-1832.

(2) Corda, *Icones fungorum hucusque cognitorum*, IV, p. 31, pl. VII, fig. 94. Prague, 1840.

(3) Corda, *Icones fungorum*, V, p. 53, pl. II, fig. 24.

virescentibus catenis longis strictis ; sporis verrucosis ovoideis ».

Cette variété habite les statues de plâtre à Prague, c'est là qu'elle a été découverte et communiquée à Corda par M. Gutt. Winter en 1841. En dehors de la forme plus gracile de toutes ses parties, elle se distingue de l'*A. glaucus* type non seulement par ses spores plus petites, mais parce qu'elles sont ovoïdes et non sphériques et couvertes de grandes verrues.

Le genre *Aspergillus* est désormais circonscrit.

Plus tard, de Bary, en 1854 (1), démontre que l'*Aspergillus glaucus* est la forme conidienne d'un Ascomycète, l'*Eurotium herbariorum*, que Corda décrivait comme une espèce distincte vivant à l'état de parasite secondaire sur divers champignons et notamment dans les gazons dégénérés d'*Aspergillus glaucus*.

Dans ce travail, de Bary examine incidemment le mycélium et les fructifications développées, soit dans un milieu modérément humide sur un support favorable, soit dans un milieu très humide riche en matériaux nutritifs. Il constate alors que « celui-ci représente la forme typique de l'*A. glaucus*, celui-là la variété *repens* de Corda, variété qui montre toutes des transitions possibles jusqu'à la forme typique ».

Mais dans un travail ultérieur (2), de Bary a consacré quelques pages à la systématique du genre *Eurotium*.

Parmi les espèces dont il donne la diagnose, il en est deux qui nous intéressent l'*E. Asp. glaucus* et l'*E. repens*. Ce dernier n'est plus une simple variété d'*E. A. glaucus*, mais une espèce bien distincte par les dimensions plus faibles de ses organes reproducteurs : supports conidiens, conidies, périthèces et ascospores.

C'est une espèce nouvelle qu'on n'avait pas distinguée de la forme *E. A. glaucus* ; elle n'a rien de commun d'ailleurs avec la variété *As. repens* de Corda. En raison des variations de diamètre des conidies dans les deux espèces, il n'est pas possible, écrit de Bary, de dire, par l'examen des conidies isolées, si

(1) De Bary, *Über die Entwicklung und den Zusammenhang von Aspergillus glaucus und Eurotium herbariorum* (Bot. Zeit., 1854, p. 425).

(2) De Bary, *Eurotium, Erysiphe, Cicinnobolus* : Nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Ascomyceten (Abhandl. Senckerbergischen Naturf. Gesells. VII, 1869-1870, Frankfurt. a. M., p. 361-455).

elles appartiennent à l'*E. A. glaucus* ou à l'*E. repens*. C'est par l'ensemble des caractères que ces deux espèces se distinguent et leurs caractères distinctifs sont, d'après l'auteur, assez nets pour s'être maintenus tels dans des cultures simultanées et dans les mêmes milieux.

Voici d'ailleurs les caractères distinctifs de ces deux espèces : *Eur. Asp. glaucus*. — Mycelium superficiale laxo contextum, primum candidum tandem flavescens vel rufescens... singula conidia globosa vel ovalia magna (diameter 9 ord^t μ . - 15 μ) episporio minuto firmo, verruculoso.

... Ascosporarum diameter major ad minorum = 7/5 circiter, major plerumque 8 μ -10 μ .

Eurotium repens de Bary.

Mycelium superficiale laxo lateque repens. Conidia globosa vel ovalia tenuissima verruculosa (diameter 7 μ -8,5 μ). Perithecia minuta. Ascosporae diam. major 4 μ 5 à 5 μ 6.

Le nom d'*E. repens* avait été choisi par de Bary pour cette espèce à cause de la présomption d'identité avec la variété *As. gl. repens* de Corda. Mais les données de ce dernier auteur ne laissent, d'après de Bary, aucun doute sur le fait que Corda n'a pas vu ni décrit le véritable *E. repens*; ce serait seulement une forme du *glaucus* qu'il a observée.

Siebenmann (1), dans un intéressant travail sur les Aspergilloles, signale le fait que l'*A. glaucus* a été confondu avec *A. flavus* et *A. fumigatus* et décrit comme capable de développer les otomycoses.

Il donne une description de l'*E. Asp. glaucus* de Bary, qui ne correspond pas à la diagnose de Corda et diffère par certains points de celle de de Bary.

D'après Siebenmann, les têtes fructifères sont de forme ronde régulière (une variété ou troisième espèce qui se trouve principalement sur les fruits confits a des têtes longues en forme de calice ou de pinceau).

Les conidies jaune verdâtre ont de 9 à 15 μ . Chez la forme à tête en forme de calice, elles sont rondes, fortement verru-

(1) Dr F. Siebenmann, *Die Fadenpilze Aspergillus flavus, niger u. fumigatus, Eurotium repens u. Aspergillus glaucus und ihre Beziehungen zur Otomycosis aspergillina* (Wiesbaden, 1883).

queuses ou en forme de pomme épineuse; chez les autres formes, elles sont ovales et finement verruqueuses.

Ce serait la variété ou l'espèce signalée par Siebenmann qui correspondrait à la forme décrite et figurée par Corda, car le dessin qui accompagne la description de ce dernier auteur figure nettement les têtes en forme de calice et de pinceau. Les formes les plus nombreuses avec leurs conidies ovoïdes et finement verruqueuses ne répondent ni à la description du type de Corda, ni complètement à celle du type de de Bary.

Le désaccord que nous venons de signaler entre les diagnoses concernant l'*E. Asp. glaucus* et relatives à l'appareil conidien, s'accroît encore à propos de l'*E. repens*. Ce dernier possède, d'après Siebenmann, des conidies, le plus souvent ovales *lisses* dont le grand diamètre oscille entre 5μ et $8\mu,5$, tandis que pour de Bary, elles sont globuleuses ou ovales, finement verruqueuses et d'un diamètre oscillant entre 7μ et $8\mu,5$.

Siebenmann n'a pas insisté sur la différence très nette qui existe entre les ascospores de *E. Asp. glaucus* et de *E. repens*.

De pareilles discordances chez des observateurs également consciencieux et précis ne peuvent s'expliquer que par la variabilité extrême des plantes en litige et par l'existence de formes variées insuffisamment distinguées.

En 1897, Meissner (1) a décrit une nouvelle espèce, l'*A. medius*, intermédiaire entre *E. Asp. glaucus* et *E. repens*.

Par ses conidies ovoïdes verruqueuses oscillant entre 7 et 12μ , il est intermédiaire entre *E. repens* (5 à $8\mu,5$) et *E. Asp. glaucus* (9 et 15μ). S'il se rapproche de *E. repens* par ses ascospores dont la gouttière est à peine visible, il s'en distingue par ses conidies qui sont lisses et non verruqueuses; en outre, il a des ascospores grandes (12μ), supérieures même à celles de l'*E. Asp. glaucus*.

Malheureusement les indications fournies par Meissner résultent de la comparaison faite entre les descriptions des diverses espèces et non des données fournies par la culture comparative, dans les mêmes milieux, des formes qu'il s'agit de distinguer.

(1) Meissner, *Ueber eine neue Species von Eurotium Aspergillus* (Bot. Zeit., 1897, n° 22, p. 342).

Quelques années plus tard Wehmer (1) publia un mémoire étendu sur le genre *Aspergillus* où il passe en revue toutes les espèces décrites y compris les *Sterigmatorystis* qu'il considère à peine comme un sous-genre. Ce travail, qui débute par un historique complet, comporte avec l'exposé des données obtenues par l'auteur par la culture d'un grand nombre d'espèces, le résumé critique de tout ce qui a été publié avant lui sur la question.

Dans une sorte de synopsis des espèces connues, l'auteur distingue, parmi les aspergillées, les macrosporées et les microsporées, les premières ayant des conidies dont le diamètre est supérieur à 5μ , les secondes ayant des conidies inférieures à ce nombre.

Parmi les macrosporées il distingue : 1° *Aspergillus glaucus* Link (*Eurotium Aspergillus glaucus* de Bary, *Eurotium herbariorum* Wigg.).

2° *Aspergillus repens* (Corda) de Bary, *Eurotium repens* de Bary.

3° *Aspergillus medius* Meissner, *E. Asp. medius* Meissner.

4° *Aspergillus Oryzæ* (Ahlbg.) Cohn.

5° *Aspergillus flavus* Link (*E. A. flavus* de Bary, *A. flavus* Brefeld).

Parmi ces formes, trois seulement constituent des espèces distinctes d'après Wehmer, ce sont : *A. glaucus*, *A. Oryzæ*, *A. flavus*.

As. repens et *As. medius* sont pour Wehmer à peine spécifiquement différents de *A. glaucus*. Voici, en effet, ce qu'il écrit relativement à ces deux formes (2) :

« *A. repens*. À peine spécifiquement différent de *A. glaucus*, seulement plus grêle dans ses dimensions. Jusqu'aux dimensions variables avec l'âge, la nutrition, etc., tous les caractères concordent. »

« *A. medius*. Ne forme pas une espèce spéciale mais est nor-

(1) C. Wehmer, *Die Pilzgattung Aspergillus in morphologischer, physiologischer und systematischer Beziehung unter besonderer Berücksichtigung der mittel — europäischen Species* (Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, t. XXXII, 2^e partie, 157 pages, 5 planches, 1899-1901).

(2) *Loc. cit.*, p. 129.

malement plus développé que *A. glaucus*. L'absence de comparaison directe avec *A. glaucus* cultivé dans les mêmes conditions enlève aux caractères différentiels de l'auteur toute leur valeur. »

Au sujet de la forme conidienne d'*E. repens*, Wehmer constate que cette espèce ne paraît pas jusqu'à présent considérée comme distincte, mais il avoue n'avoir pas eu les matériaux nécessaires pour élucider la question.

Cependant les auteurs les plus estimés de flores cryptogamiques ont accepté les idées de de Bary; ainsi Schröter, en 1893 (1), insiste nettement sur le caractère des ascospores de *A. repens*.

« Spores lenticulaires, avec bord étroit ou en gouttière ayant 4 à 5,6 μ de diamètre, membrane incolore. »

Ce caractère est très nettement différent de celui de *E. herbariorum*, dont les ascospores lenticulaires ont 8 à 10 μ de diamètre et 5 à 7 μ d'épaisseur, et possèdent une gouttière très nette dont les bords plus ou moins saillants sont irrégulièrement ondulés.

Plus récemment dans le Kryptogamen Flora de Rabenhorst, Lindau (2) réunit sous le nom de *A. glaucus*, la variété *repens* de Corda, l'*A. repens* de Sacc., l'*A. medius* de Meissner, tous avec la caractéristique des conidies sphériques ou ovoïdes, à membrane épaisse lisse, devenant plus tard finement granuleuse, le plus souvent de 7 à 10 μ en diamètres, mais aussi capables d'atteindre 15 μ .

Dans la section *Eurotium*, rédigée par Winter (3), l'*Eurot. herbariorum* Wigg. (*E. Asp. glaucus* de Bary) est nettement distingué de *E. repens* surtout par la grandeur des ascospores et la forme de la gouttière diamétrale. *E. herbariorum* a des ascospores de 8 à 10 μ , incolores lenticulaires avec une gouttière profonde dont les bords sont plus ou moins saillants; chez *E. repens*, les ascospores ont 4 à 5, 6 μ de diamètre avec bords à peine en gouttière. (*E. coriorum* Wallr. serait à rapprocher de *E. repens*.)

Enfin le *Sylloge Fungorum* de Saccardo (4) énumère, parmi

(1) Schröter, *Kryptogamen Flora von Schlesien, Pilze*, Breslau, 1893.

(2) Rabenhorst's *Kryptogamen Flora, Fungi imperfecti*, III, p. 126.

(3) Rabenhorst's *Kryptogamen Flora, Ascomyceten*, p. 58.

(4) Saccardo, *Sylloge Fungorum*, IV, p. 64.

les espèces du genre *Aspergillus* qui nous intéressent, *A. repens* Corda, *A. glaucus* (L) Link avec une variété *olivascens* Sacc. rencontrée sur des champignons à Montello, Italie boréale, et enfin *A. medius* de Meissner.

L'*A. repens* (Corda) Saccardo est celui qui a été décrit par Corda sur des statues de plâtre en Bohême, auquel Saccardo rapporte une forme rencontrée par Ellis dans l'Amérique du Nord sur un *Polyporus*. Nous avons vu plus haut que l'*A. repens* Corda ne représente d'après de Bary qu'une forme de l'*A. glaucus*. Quant à la variété *olivascens* de l'*A. glaucus*, elle ne se distinguerait du type que par sa teinte vert-olive au lieu de vert glauque. Nous verrons que cette distinction, à cause des variations de la teinte des conidies qui passent presque toutes de la teinte vert glauque à la teinte vert-olive, ne saurait être maintenue.

Dans la section des *Eurotium*, on distingue, d'après Saccardo : *E. herbariorum* (Wigg.) Link; *Eurotium repens* de Bary; *Eurotium coriorum* Wallr.; *E. epixylon* Kunze et Schum. Parmi ces espèces deux sont bien définies, ce sont l'*E. herbariorum* et l'*E. repens*, par la forme et la taille de leurs ascospores.

L'*E. coriorum* n'est autre chose que l'*E. repens* dont il a les ascospores; l'*E. epixylon*, d'ailleurs incomplètement décrit, doit être rapporté à l'*E. herbariorum* ainsi que Corda l'avait déjà nettement indiqué (1). D'après lui, en effet, l'*Eurotium herbariorum* se rencontre « très fréquemment comme parasite secondaire dans les grands gazons de *Mucor Mucedo*, *Ascochloa* et *Aspergillus glaucus*. Sur les copeaux de bois, aiguilles de sapin, tige des Ombellifères, l'hypothalle est souvent rouge brun et cette forme a été nommée par quelques mycologues *Eurotium epixylon* ».

Il est surprenant que malgré les indications très nettes fournies par de Bary, acceptées par Schröter, Winter et Saccardo au sujet de la différence fondamentale que présentent les ascospores des *E. A. glaucus* et *E. repens*, Wehmer ait persisté à considérer ce dernier comme une variété à peine distincte de l'*E. A. glaucus*. Il a sans doute été frappé par l'observation

(1) Corda, *Loc. cit.*, IV, p. 36, t. VII, fig. 99.

de de Bary, rapportée plus haut, sur l'impossibilité de distinguer les conidies isolées de l'*E. A. glaucus* et de l'*E. repens*.

Voici en effet ce que publie Wehmer en 1906 (1) :

« Les champignons désignés comme *E. repens* de Bary, *Eurotium Asp. medius* Meissner, ne sont pas essentiellement différents de *A. glaucus*, parce que les différences saisissables qui dépassent la mesure des variations habituelles sont à peine visibles. « Toutefois, ajoute Wehmer, un travail précis sur ce point paraît très souhaitable pour faire disparaître enfin les incertitudes. »

On voit que Wehmer, tout en conservant les idées exposées dans ses recherches fondamentales, a manifesté récemment des doutes que le présent travail, dont la justification est ainsi établie, permettra, je l'espère, de dissiper complètement.

EXPOSÉ DES RECHERCHES

Les recherches dont je vais exposer les résultats ont été provoquées, comme je l'ai dit plus haut, par la nécessité d'identifier une moisissure d'un beau violet noir à fructifications d'*Aspergillus*. Pour aboutir à une détermination précise j'ai cherché à me procurer les formes les plus nombreuses de l'espèce *Aspergillus glaucus*, j'en ai réuni 22 dont voici la nomenclature avec l'indication d'origine : je désigne ces diverses formes par les lettres grecques pour ne rien préjuger des différences qu'elles pourraient présenter :

As. α . Provient de l'Institut Pasteur ; je dois cette forme à l'obligeance de M. Pinoy.

As. β	—	—	—
γ	—	—	—
δ	—	—	—

As. ϵ . Cette forme a été rencontrée sur la confiture de châtaignes, je la dois à l'obligeance de M. Dessenon.

As. ζ . Trouvée sur des pruneaux secs à Villeneuve-sur-Lot, transmise par M. Biers, préparateur au Muséum.

(1) Wehmer, *Morphologie, Systematik und chemische Wirkungen der Aspergillaceen* (Lafar, *Handbuch der technischen Mykologie*, Bd IV, 208, 1905-1908).

As. η . C'est la moisissure à mycélium violet dont j'avais à établir l'identification : elle a été rencontrée accidentellement par M^{me} Phisalix dans une culture.

As. θ . Forme adressée à M. le D^r Bornet par le Laboratoire international de Botanique à Amsterdam et désignée sous le nom d'*As. glaucus*.

As. ι . Forme trouvée sur des échantillons en voie de dessiccation de *Polyporus squamosus*.

As. κ . De l'Institut Pasteur.

As. λ . Communiquée par M. Lehmann qui l'a rencontrée sur des amandes de noisettes.

As. μ . Trouvée dans une vieille culture au Laboratoire en 1907.

As. ν . Récoltée à Méry-sur-Seine et communiquée par M. Hariot.

As. ξ . Communiquée par M. Biers et récoltée à Villeneuve-sur-Loir.

As. \omicron . Trouvée sur des racines de vigne à moitié décomposées.

As. π . Récoltée sur des confitures d'abricots à Paris en 1908.

As. ρ . Communiquée par M. Biers et récoltée à la Varenne-Saint-Maur sur des bouchons de bouteilles de vin vieux.

As. σ . Communiquée par M. Guéguen, agrégé à l'École de Pharmacie, sous le nom d'*Aspergillus glaucus*.

As. τ . Communiquée par M. Guéguen sous le nom d'*A. repens*.

As. ϕ . Récoltée sur des noix de galles de l'herbier du Muséum, au mois de mars 1888.

As. χ . Récoltée par M. Chevalier à Fort-Lamy (Chari-Tchad) en octobre 1903.

As. ψ . Récoltée au Laboratoire sur des carottes sucrées.

As. ω . Récoltée à Épinal, au mois d'août 1908, sur des confitures d'abricot.

La plupart de ces formes étaient d'origine récente et la germination des conidies ou des ascospores n'a rien présenté de spécial; toutefois deux formes étaient assez anciennes, ce sont la forme λ de Chevalier récoltée en 1903 et surtout la forme ϕ récoltée en 1888 au mois de mars et conservée plus de *vingt et un ans* sans perdre sa faculté germinative.

C'est l'exemple de longévité le plus considérable que l'on ait

mentionné avec l'*Anixiopsis stercoraria* étudié par Hansen (1).

Dans le travail consacré à cette espèce Hansen rapporte des exemples de longévité des spores de certains Champignons...

« Chez *Asp. flavescens* j'ai trouvé que la limite est environ huit ans; *Asp. glaucus* était encore vivant lorsque je l'ai éprouvé après seize ans. Mais mon pyrénomycète se tient au premier rang après vingt et un ans.

« Il est toutefois vraisemblable que *Asp. glaucus* et encore d'autres espèces possèdent une aussi grande durée de vie. »

Duclaux a signalé (2) un *Penicillium* indéterminé comme ayant germé après vingt-deux ans.

J'ai conservé avec soin les échantillons d'herbier de la forme φ et je pourrai vérifier dans quelques années si la germination des conidies a encore lieu.

MILIEUX DE CULTURE.

L'influence des milieux de culture sur le facies d'une espèce déterminée n'est plus à démontrer et nous aurons occasion de compléter sur ce point les données déjà acquises. Ce fait justifie la recherche des milieux les plus favorables au développement des formes d'*As. glaucus*. Pour Wehmer (3) «... la plupart des substratums ordinaires fournissent une végétation à croissance lente et misérable. Les meilleurs milieux sont les milieux nutritifs solides, notamment le pain, le pain noir de Westphalie (Pumpernickel) et le *Wurze-gelatine*... » Il est fâcheux que Wehmer n'ait pas songé à utiliser les milieux sucrés que Klebs a si bien étudiés (4).

J'ai renoncé à employer les milieux artificiels additionnés de sucre (Raulin et autres milieux) qui donnent des végétations misérables et j'ai employé de préférence des décoctions de graines ou de rhizomes additionnées ou non de sucre : jus de

(1) Ch. Hansen, *Biologische Untersuchungen über Mist bewohnende Pilze* (Die Sclerotienbildenden Coprini, *Anixiopsis stercoraria*) (Bot. Zeit., 1897, 55, p. 111).

(2) Duclaux, *Traité de microbiologie*, I, p. 358, 1898.

(3) *Loc. cit.*, p. 67.

(4) G. Klebs, *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen*, Iena, 1896.

Carotte, de Topinambour, de Haricots, ou des substratums solides : Pomme de terre, Carottes, Salsifis mélangés ou non de sucre.

Le milieu le plus favorable est constitué par des carottes cuites dans une solution de 20 p. 100 de glucose et de 10 p. 100 de glycérine. La carotte, déjà un bon aliment pour beaucoup de moisissures, devient l'aliment le meilleur avec la proportion de sucre indiquée plus haut.

Parmi les milieux liquides, les décoctions de haricots, de topinambour additionnées ou non de sucre donnent aussi de très bons résultats.

Par contre, l'eau de riz, le riz cuit, l'amidon ou la fécule, le pain azyme sont de mauvais milieux, mais la végétation, bien que misérable, affecte des caractères particuliers qui éclairent et complètent la biologie des formes que l'on veut comparer : parmi ces milieux peu favorables au développement des *Aspergillus*, les tranches de pomme de terre sont intéressantes à signaler à cause des variations considérables que les formes de cette espèce manifestent. J'ai déjà signalé un exemple de ces variations (1).

DÉTERMINATION DES LIMITES DE TEMPÉRATURE.

Les températures limites de la végétation de l'*A. glaucus*, y compris les formes *repens* et *medius*, sont encore incertaines.

D'après Siebenmann (2) *Eurotium repens* prospère à 10°-15°, mais il dépérit à 25° ; toutefois dans un second travail, cet auteur annonce que l'*E. repens* croît encore à 30° quoique en forme altérée.

D'après Elfving (3), l'optimum de l'*E. herbariorum* est entre 20-25° ; à 10° la croissance est très lente, à 30° les conidies ne germent plus.

De même Johan Olsen, qui considère l'*E. repens* comme une

(1) L. Mangin, *Sur la nécessité de préciser les diagnoses des Moisissures* (Bull. Soc. bot. de France, 1908, 55, p. XVII-XXVIII, c. tab.).

(2) Siebenmann, *Loc. cit.*, p. 24.

(3) Elfving, *Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze*, Helsingfors, 1890, p. 103.

variété d'*E. herbariorum*, rapporte que ce champignon ne montre plus aucune croissance au delà de 30°.

L'*E. repens* étudié par Klebs (1) se comporte, relativement à la température, tout autrement que celui de Siebenmann. Le minimum est 7°, le maximum 37-36°, optimum 27°-29°... « Jelaissé indécise, écrit Klebs, la question de savoir s'il s'agit d'une autre race physiologique. »

Les données fournies par Wehmer, n'élucident pas les contradictions que je viens de signaler et elles manquent de précision.

... « *A. glaucus* aime seulement les températures inférieures et moyennes. Il végète à près de 37° seulement sur les meilleurs milieux et avec un faible développement et des supports conidiens très clairsemés ; mais il croît très bien à 8 ou 10°. »

Dans une autre partie de son travail Wehmer indique pour l'*A. glaucus* un optimum bas (température de la chambre).

L'incertitude qui règne sur ce point tient à des causes différentes, au premier rang desquelles il faut placer la nature des milieux. Déjà Thiele avait montré, en ce qui concerne les températures extrêmes du *Sterigmatorystis niger* (2), combien celles-ci sont influencées par la nature du milieu ; j'ai signalé des observations du même ordre (3) pour diverses formes d'*Aspergillus glaucus*.

Il était donc nécessaire pour s'affranchir de cette perturbation et pour faire apparaître l'influence de la race ou de la variété, de cultiver toutes les formes sur le milieu le plus favorable ; c'est ce que j'ai cherché à obtenir en employant toujours comme substratum, des carottes sucrées (20 p. 100 de glucose et 10 p. 100 de glycérine) que l'expérience m'a démontré être le meilleur de tous les milieux pour les plantes qui font l'objet de ce travail.

Les enceintes à température constantes sont faciles à obtenir à partir de 20° au moyen d'étuves. Je disposais de trois étuves, l'une pour les températures comprises entre 20° et 25°, la deuxième de 25° à 30°, la troisième de 30° à 35°. Comme la

(1) Klebs, *Loc. cit.*, p. 449.

(2) R. Thiele, *Die Temperaturgrenzen der Schimmelpilze in verschiedenen Nährlösungen. Dissert.* Leipzig, 1896.

(3) Mangin, *Loc. cit.*, p. XXIV.

végétation a lieu très rapidement à ces diverses températures, il était facile de modifier, tous les quinze jours ou trois semaines, les températures de ces trois étuves de manière à déterminer rapidement la limite supérieure de la végétation.

La détermination des températures limites inférieures est bien plus difficile à réaliser; toutefois, au moyen de courants d'eau convenablement réglés et avec les divers compartiments d'une glacière, il a été relativement aisé d'obtenir une série de températures constantes entre 0° et 20°. Les températures que j'ai pu ainsi réaliser sont 0°; 3-4°; 9-10° et 15-16°; elles ont été, sauf celle de la glace fondante, sans cesse contrôlées par des thermomètres enregistreurs.

Une autre difficulté de la détermination de la limite inférieure de la végétation réside dans la lenteur de celle-ci à mesure que la température s'abaisse, de sorte que pour pouvoir affirmer qu'une espèce ne végète pas à une basse température (0° ou 3-4°) il faut continuer l'expérience pendant *plusieurs mois*.

Voici à titre d'exemple, les résultats obtenus dans la glace fondante pour un certain nombre de formes. Ces cultures étaient placées dans une série de tubes disposés côte à côte dans un panier très étroit rectangulaire en toile métallique et enfoui au milieu de la glace fondante, l'épaisseur du panier était de 2 centimètres et demi, sa longueur de 12 centimètres. (*Voy. tableau ci-après.*)

On voit par ce tableau que *As. α* a commencé à se développer après quarante-six jours, que *As. β* et *As. γ* ont exigé pour commencer à végéter cinquante-quatre jours, enfin *As. γ* a donné signe de végétation au bout de soixante-neuf jours.

D'autres formes qui ne figurent pas sur ce tableau donnent des résultats analogues, notamment *As. φ* semé le 2 mai qui a commencé à développer quelques flocons blancs le 31 juillet, après cinquante-sept jours. Les formes *As. δ*, *As. λ*, *As. ζ*, qui n'ont rien donné au moment où l'expérience a dû être interrompue, c'est-à-dire après plus de quatre mois (cent-vingt-neuf jours), ont été considérées comme incapables de végéter à 0°. Toutefois le développement peut être un peu plus rapide pour d'autres espèces; ainsi le *Penicillium glaucum*, qui est apparu comme impureté dans un semis de *As. φ* du 24 mars,

Tableau I.

CULTURES DANS LA GLACE FONDANTE (0°).

Date du semis.	As. α.	As. β.	As. γ.	As. δ.	As. ε.	As. ζ.
	24 mars 1909.	24 mars.	25 mars.	24 mars.	24 mars.	24 mars.
1 ^{er} avril.....	0	0	0	0	0	0
29 avril.....	0	0	0	0	0	0
5 mai.....	0	0	0	0	0	0
8 mai.....	0	0	0	0	0	0
10 mai (46 j.)..	Très légère efflorescence.	0	0	0	0	0
18 mai (54 j.)..	Efflorescence.	Légère efflorescence.	0	0	0	Légère efflorescence.
21 mai (57 j.)..	Id.	Id.	0	0	0	Id.
2 juin (69 j.)..	Flocons légers.	Flocons légers.	Très légère efflorescence.	0	0	Efflorescence plus grande.
5 juin	Gazons floconneux.	Id.	Efflorescence plus développée.	0	0	Id.
11 juin	Gazons blancs, stériles, étendus.	Gazons blancs, réduits, stériles.	Efflorescence étendue.	0	0	Flocons blancs.
31 juillet (129 j.)	Gazon blanc, stérile.	Gaz. étendu, vert cendre, fructifié.	Gazon blanc stérile.	0	0	Flocons blancs, stériles.

a commencé à se développer le 29 avril, c'est-à-dire après trente-six jours.

On voit ainsi que lorsqu'on maintient pendant quinze jours ou même un mois des spores dans la glace fondante, l'incertitude de celles-ci ne permet pas de conclure à l'absence de végétation car la période d'observation est trop courte.

Si on représente la courbe de la végétation en fonction du

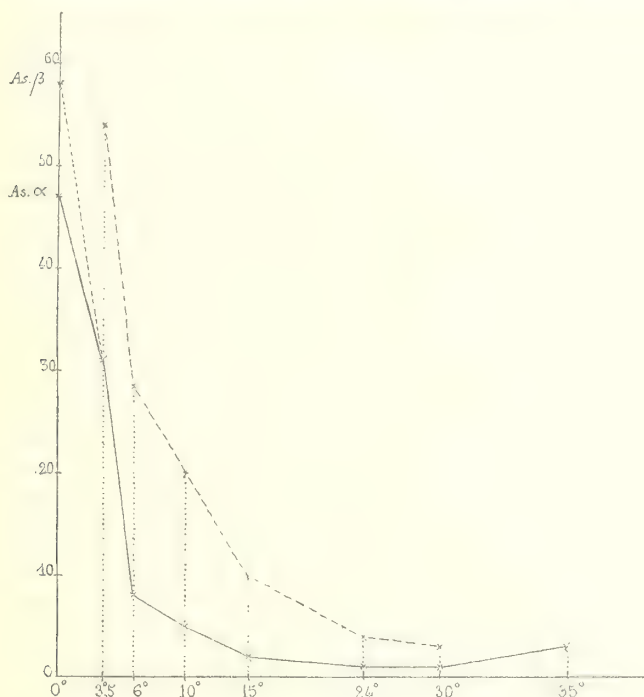
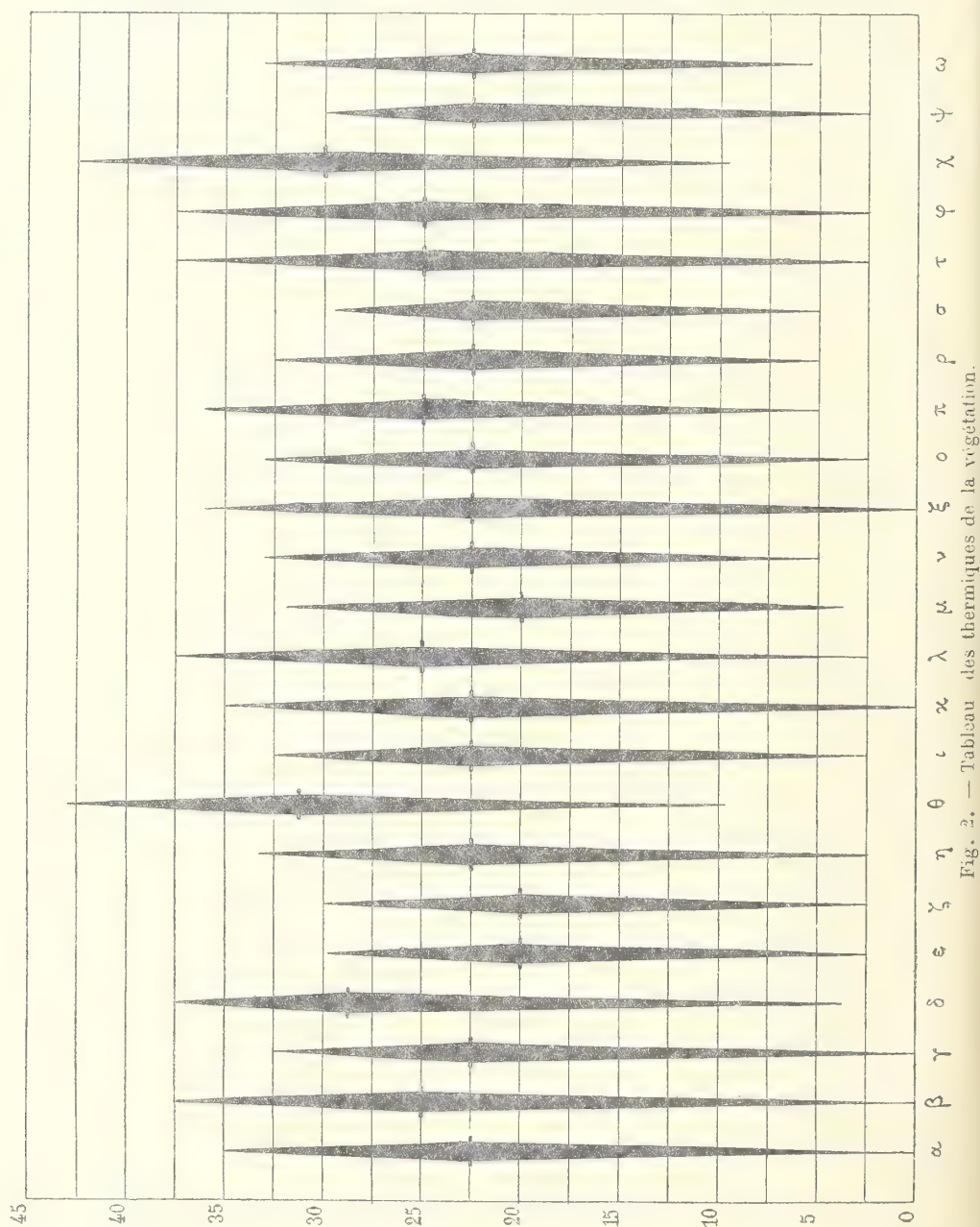


Fig. 1. — Courbe de la durée de végétation en fonction de la température. Les abscisses représentent les durées exprimées en jours. La courbe à trait plein indique le temps nécessaire à l'apparition des premières manifestations de la végétation. La courbe à traits interrompus indique la durée nécessaire à l'apparition des appareils conidiens.

temps nécessaire, à chaque température, pour l'apparition des premiers vestiges de développement, on obtient pour les diverses formes que j'ai étudiées, la courbe suivante (fig. 1) très fortement relevée au voisinage de zéro, tangente à une parallèle à l'axe des abscisses à la température optimum, puis brusquement interrompue avec un très faible redressement au voisinage de la limite supérieure de la végétation. C'est en effet un résultat

constant chez toutes les formes étudiées que la rapidité de



la végétation est très faiblement ou à peine retardée au voisinage de cette limite.

L'observation de la végétation des formes d'*Aspergillus* aux diverses températures a exigé plus de 700 semis et donné lieu à la formation de tableaux nombreux dont la lecture serait fastidieuse. Il m'a paru plus simple de résumer ces données dans un graphique en figurant pour chaque forme les données thermiques sous l'aspect d'un fuseau dont la partie renflée correspond à l'optimum et dont les extrémités effilées sont les extrêmes (fig. 2).

L'examen de ce graphique permet de distinguer quatre séries de thermiques.

1^{re} série. — Thermiques de 9° à 42° ou 43°.

As. θ .

As. χ .

2^e série. — Thermiques de 0-3° à 37°, 5.

As. β , δ , λ , τ , φ , ω , ρ .

3^e série. — Thermiques de 0-3° à 33°-34°.

As. α , η , κ , ξ , π , ψ , ι , σ .

4^e série. — Thermiques de 0-3° à 30°.

As. ϵ , ζ , μ , ν , σ .

PREMIÈRE SÉRIE. — La première série, caractérisée par des thermiques élevés 9° à 42° ou 43° avec un optimum aux environs de 28° à 30°; comprend: As. θ , As. χ .

Ces formes se distinguent de toutes les autres parce que le développement n'a jamais lieu au-dessous de 9° à 10° et que la végétation est encore luxuriante à 40°. L'une de ces formes As. χ est une espèce récoltée par M. Chevalier au Chari-Tchad en 1883 et conservée dans l'herbier du Muséum; c'est une forme vraisemblablement adaptée, et depuis longtemps, aux régions chaudes. L'autre forme As. θ m'a été donnée par M. le Dr Bornet qui l'a reçue comme type de l'As. *glaucus* du Laboratoire international de Botanique.

Nous donnons ici le tableau de la marche de la végétation aux diverses températures avec la forme As. θ (tableau II, p. 322).

Comme on peut le voir, cette forme n'accuse aucun développement à 6° même après quarante-sept jours, tandis que les autres formes qui germent à cette température donnent un début de végétation au bout d'un temps bien moins considérable, 8, 15, 25 jours au plus. D'autre part, à 45° on n'observe aucun développement au bout de trois ou quatre jours. Comme

Tableau II.

As. 0.						
60.	100.	190.	200.	310.	380-370-3	420-130.
Semis du 15 juin 1908.						
0	0	2 jours. Gazon ras à peine coloré, réunissant les points de semis.	2 jours. Gazon ras, étendu, blanc, stérile.	2 jours. Gaz. floe. sur les bords, jaune au centre; fruct. assez nombr.	2 jours. Gaz. vert glauque, étendu et bien fructifié partout.	15 juin 1909. Néant.
0	0	4 jours. Gazon fructifié au sommet, jaune et vert; blanc sur le reste de la culture.	4 jours. Gaz. jaune sur l'une des faces, vert par places sur l'autre, fruct. nombr.	4 jours. Gazon très étendu, jaune au sommet, vert à la base.	4 jours. Gazon jaune et vert bien fructifié.	
Semis du 19 juin, à 6 h. soir.						
0	0	4 jour. Début tr. faible.	4 jour. Début faible.	16 h. Début plus avancé.	1 jour. Début.	20 mars 1909. 1 jour. Gaz. gris ± étendu.
0	0	2 jours. Début, blanc, stérile.	2 j. Gaz. limité, blanc, stérile.	2 j. Gaz. <i>tr. développé</i> , floconneux, fructifié.	2 j. Gaz. très limité, pulv., vert glauque, fruct.	6 jours. Gazon étendu, gris verdâtre au bord, gris cendré au centre, teinte jaune intermédiaire.
Après 19 jours, légère efflorescence.	Après 47 jours, légère efflorescence.	3 jours. G. étendu, ras, à peine verdâtre.	3 jours. G. jaune blanc, floe. sur l. bords fr. à div. états.	3 j. Gazon très étendu, bien fruct., jaune et vert ± foncé.	3 jours. Gazon limité, ras, bien fructifié.	
Après 47 jours zéro.	Après 149 jours, gazon gris bleuâtre.	5 j. Gaz. étendu, ras, jaune verd. et vert glauque, couv. de conid.	5 jours. G. étendu, jaune serin av. plaque vert foncé.	5 jours. Gaz. tr. étendu, vert et jaune, bien fructifié.	5 jours. Gazon limité, vert avec points jaunes; nomb. conidies.	

aux températures de 30, 35 et 40°, la germination a lieu très rapidement, au plus tard après deux jours, on peut considérer que l'inertie de la culture après quatre ou cinq jours démontre que la forme considérée a dépassé la limite supérieure de la végétation. Les spores ne sont cependant pas tuées, car la culture inerte germe rapidement quand on l'expose à une température un peu plus basse.

A 10° la végétation est extrêmement lente, car la germination ne commence qu'après dix-neuf jours ; à partir de ce moment, elle est si lente qu'après quarante-sept jours la culture ne présente encore qu'une légère efflorescence. Les limites de la végétation, pour cette forme, sont donc 9° et 44°.

Entre 19° et 37° la végétation est extrêmement rapide car la germination a lieu en un jour ou même moins et l'optimum est situé au voisinage de 31°, température pour laquelle la germination a lieu dans le minimum de temps, seize heures. Mais si l'optimum de végétation a lieu à 31° l'apparition des conidies et des périthèces est aussi rapide à 37° et à 40°. Toutefois les périthèces se forment rapidement à partir de 30° et contribuent à donner aux gazons ras un aspect jaune serin caractéristique.

A la température voisine de la limite supérieure de la végétation (42-43°), la culture prend un aspect particulier, elle est constituée par un gazon très ras, gris verdâtre ou gris cendré, dont la couleur, due aux têtes fructifères très courtement pédicellées est différente de la teinte vert glauque et vert cendré des cultures à basse température. La différence d'aspect, sur le même milieu, est si nette que j'avais cru d'abord à l'existence d'impuretés dans les cultures ; ce n'est qu'en renouvelant le semis à diverses reprises que je me suis assuré de la pureté de ces cultures à l'aspect si singulier. Les gazons gris cendré ou gris verdâtre sont entremêlés de plaques jaune serin dues à l'abondance des périthèces.

La deuxième forme à thermiques élevés, est l'As. γ provenant du Chari-Tchad et adressée au Muséum par M. Chevalier ; ses limites de végétation sont un peu plus basses que pour la forme précédente et sont fixées entre 8° et 43° ; l'optimum est toujours fixé à 30° environ.

Au voisinage des limites supérieures de la végétation, elle

Tableau III.

As. β .								
0.	3-4°.	6°.	10°.	15°.	24°.	30°.	35°.	
24 mars 1909.	6 mars 1909.	28 mai 1908.	31 mai 1908.	16 mai 1908.	16 mai.	16 mai.	16 mai.	
Début, 21 mai (58 jours).	Début, 22 avril (47 jours).	Début, 7 juin (9 jours).	Début, 5 juin (5 jours).	Début, 18 mai (2 jours).	Début, 17 mai (1 jour).	Début, 17 mai (1 jour).	Début, 17 mai. (1 jour).	
5 juin. Quelques gazons floconneux, stériles.	Apparition des conidies, 8 mai (63 jours).	Apparition des conidies, 11 juin (43 jours).	Apparition des conidies 9 juin (9 jours).	Apparition des conidies, 20 mai (4 jours).	Apparition des conidies, 18 mai (1 jour).	Apparition des conidies, 18 mai (2 jours).	Apparition des conidies, 18 mai (2 jours). Gaz. bien déve- loppé et vert.	
31 juillet. Gazon étendu, ras, vert cendré, bien fructifié (129 jours).	5 juin. Gazon réduit, bien fructifié, vert franc, floconneux au centre, ras autour.	25 juin. Gazon bien dé- veloppé, vert foncé.	15 juin. Gazon bien fruc- tifé, vert glauque.	23 mai. Gazon étendu, vert.	23 mai. Gazon étendu, bien fructifié, très développé.	23 mai. Gaz. bien fruc- tifé, moins développé qu'à 24°.	23 mai. Gazon jaune avec conidies.	
"	31 juillet. Id.	1 ^{er} août. Gazon vert-olive avec nombreux périthèces.	21 juin. Apparition des périthèces.	"	"	"	"	
"	"	"	1 ^{er} août. Gazon étendu, vert-olive, avec nombreux périthèces.	"	"	"	"	

présente des modifications d'aspect semblables à celles que nous avons signalées pour l'*As. θ*.

DEUXIÈME SÉRIE. — La deuxième série comprend les formes dont les thermiques sont compris entre 0° ou 3° et 37°-38°. Elle comprend les formes *As. δ, λ, τ, φ, ω, ρ*. Nous donnons comme type la marche de la végétation avec *As. β*.

Comme on le voit pour cette forme, la végétation a lieu encore à 0° mais ce n'est qu'au bout de soixante-huit jours que le début se manifeste et il faut près de quatre mois de séjour dans la glace fondante pour obtenir un gazon ras vert et bien fructifié. La lenteur de la végétation de l'*As. β* à 0° démontre, comme on l'a vu plus haut, la difficulté de fixer avec certitude la limite inférieure de la végétation pour les espèces qui croissent encore au voisinage de 0°. Dans un certain nombre de mémoires où ces limites inférieures sont recherchées, on se contente trop souvent de conclure à l'absence de végétation par le résultat négatif de semis maintenus pendant quelques semaines dans un espace à basse température. En traçant d'après les données du tableau III la courbe des durées nécessaires à l'apparition des premiers vestiges de végétation, on se rend compte du temps considérable nécessaire aux observations avant de pouvoir affirmer qu'une espèce ne végète pas à basse température. Il y aura lieu de reviser à ce point de vue un certain nombre de données actuellement admises.

La limite supérieure de la végétation pour *As. β* paraît voisine de 37° ou 37°,5, car à 38° on n'observe plus de végétation.

La détermination de cette limite supérieure est facile, car le retard apporté dans la végétation quand on dépasse l'optimum est toujours très faible; il est rare d'obtenir un début de culture après trois ou quatre jours, et en laissant les semis en observation pendant cinq ou six jours on est certain, si le résultat est négatif au bout de cette période, que la limite de végétation est dépassée.

Le tableau III, p. 324 montre que la germination est un peu plus rapide à 30° qu'à 24°, mais au bout de quelque jours le développement de la culture est plus luxuriant à 24° qu'à 30°. D'après

Tableau V.

As. z.						
0°.	3°-4°.	6°.	10°.	15°.	24°.	30°.
24 mars 1909. Début, 10 mai (47 jours).	6 mars 1909. Début, 6 août (31 jours).	28 mai 1908. Début, 8 jours (5 juin).	31 mai 1908. Début, 5 jours. (5 juin).	14 mai 1908. Début, 2 jours (16 mai).	14 mai 1908. Début, 1 jour (15 mai).	14 mai 1908. Début, 1 jour (15 mai).
5 juin. Gazons blancs stériles.	Apparition des conidies, 29 avril (54 jours).	Apparition des conidies 11 juin (14 jours).	Apparition des conidies 9 juin (9 jours).	Apparition des conidies, 19 mai (5 jours).	Apparition des conidies, 18 mai (4 jours).	Apparition des conidies, 17 mai (3 jours).
»	5 juin. Gaz. floconneux très étendu avec conidies à peine verdâtres.	45 juin. Gazon bien fruc- tifié, vert.	15 juin. Gazon vert glauque.	23 mai. Gazon jaune clair avec conidies vertes.	23 mai. Gazon étendu, compact, jaune avec périthèces, conidies rares.	18 mai. Gazon étendu, jaune, avec conidies.
»	»	Le 4 ^{er} août la culture forme un gazon étendu, vert cendré, sans périthèces.	4 ^{er} août. Gazon étendu, vert cendré, avec plaques rouge orangé.	4 ^{er} juin. Gazon rouge orangé, avec nombreux péri- thèces, conidies sur les bords.	4 ^{er} juin. Gazon rouge orangé, nombreux péri- thèces, pas de conidies.	4 ^{er} juin. Gazon jaune avec taches, orangées, péri- thèces nom- breux. conidies rares.
						44 mai 1908. Début, 3 jours (17 mai).
						Gazon blanc, très limité, stérile, ou à formes anormales jusq. 1 ^{er} juin.

des observations ultérieures l'optimum doit être voisin de 25 à 26°.

Les formes de cette série présentent, relativement aux limites de la végétation, quelques différences, minimales à la vérité, mais suffisantes pour affirmer l'existence de races ou de formes adaptées à des conditions différentes. C'est ainsi que la limite supérieure située au voisinage de 37°,5 pour les formes $\beta, \delta, \lambda, \tau, \varphi$, s'abaisse à 34° pour les formes ω et ρ .

D'autre part, la limite inférieure située un peu au-dessous de 0° pour les formes β, γ, ρ , se trouve au voisinage de 2 ou 3° pour δ et peut-être aussi pour φ, ω .

TROISIÈME SÉRIE. — La troisième série comprend des formes dont les thermiques oscillent entre 0° et 33° ou 34°. Ce sont les formes *As.* $\alpha, \gamma, \eta, \kappa, \xi, \pi, \psi, \iota, \sigma$. Le tableau IV, p. 326 représente la marche de la végétation de *As.* α , pris comme type de cette série.

La limite inférieure oscille entre 0 et 3°, la limite supérieure le plus souvent de 33° (*As.* $\kappa, \iota, \sigma, \epsilon$), peut atteindre 34° (*As.* α, ξ) et même exceptionnellement 36° (*As.* π), pour *As.* ψ et ζ cette limite peut au contraire descendre à 30°. L'optimum paraît être placé au voisinage de 25°.

QUATRIÈME SÉRIE. — Enfin la quatrième série est caractérisée par les formes à maximum peu élevé n'atteignant pas ou à peine 30° avec un minimum compris entre 0 et 5°; l'optimum est environ 20 ou 22°. Les formes de cette série sont peu nombreuses : *As.* ζ, μ, ν, δ . Nous donnons comme exemple la marche de la végétation avec l'*As.* μ (tableau V, p. 328) l'une des formes dont les extrêmes de végétation sont les plus rapprochés 3-30°. La végétation à 30°, après un début rapide, devient languissante et subit un arrêt de développement.

Les résultats que je viens d'exposer expliquent les divergences existant entre les divers auteurs qui ont fixé les limites de la végétation de l'*Euotium herbariorum* et de l'*Euotium repens*.

Elfving et Johan Olsen ont étudié une forme de la quatrième série à limite supérieure voisine de 30°.

Tableau V.

As. μ					
3-4°.	6°.	10°.	15°.	23°.	30°.
6 mars 1909. Début, 12 mai (67 jours).	31 mai 1908. Début, 5 juin (5 jours).	31 mai 1908. Début, 3 juin (3 jours).	15 mai 1908. Début, 15 mai (1 jour).	8 juin 1908. Début, 9 juin (4 jour).	15 mai 1908. Néant.
2 juin. Après 88 jours la culture est constituée par quelques flocons blancs stériles.	"	"	"	"	"
Apparition des conidies, 19 juin (105 jours).	Apparition des conidies, 19 juin (19 jours).	Apparition des conidies, 9 juin (9 jours).	Apparition des conidies, 20 mai (5 jours).	Apparition des conidies, 11 juin. La cult. est consti- tuée par un gazon blanc jaunâtre très floconneux (3 jours).	Apparition des conidies, 4 ^{er} juin (16 jours). La culture est en arrêt de déve- loppement et les conidies sont peu nombreuses.
"	"	"	4 ^{er} juin. Périthèces nom- breux (16 jours).	16 juin. Périthèces nom- breux (8 jours).	"

Siebenmann dans ses deux mémoires successifs a dû avoir deux formes différentes, l'une voisine de la forme *As. β* qui cesse de croître à 28° ou 29°, l'autre semblable aux formes *As. α*, *φ*, *ι*, etc. qui croît encore à 30°. Enfin Klebs a étudié l'une des nombreuses formes à thermiques étendus : 0-3° à 37.5 et son observation sur l'existence possible de races physiologiques paraît prendre ici toute sa valeur.

Nous discuterons cette question lorsque nous examinerons les rapports de spécificité de ces formes.

CARACTÈRES DE LA VÉGÉTATION DANS LES DIVERS MILIEUX.

Les observations de Klebs nous ont montré que les milieux très riches en sucre sont éminemment favorables à la végétation des formes d'*Aspergillus glaucus*. Quand le sucre disparaît, que le milieu soit amylic ou protéique, la végétation est peu vigoureuse et successivement, à mesure que le milieu de culture s'appauvrit, la formation des ascospores est d'abord supprimée, puis plus tard celle des conidies, le champignon ne formant désormais qu'un gazon stérile plus ou moins étendu.

Comme je me suis proposé surtout de rechercher les caractères différentiels des diverses formes que j'ai rassemblées, j'ai choisi les milieux les plus propres à les mettre en évidence.

Avec les tubes à carotte sucrée (20 p. 100 de sucre et 10 p. 100 de glycérine) j'ai employé concurremment un autre milieu riche constitué par une décoction de haricots (50 grammes de haricots blancs dans un litre d'eau ou de topinambour ou de carotte additionnés de 20 p. 100 de glucose et de 10 p. 100 de glycérine). Comme milieux pauvres, j'ai utilisé, soit la décoction de haricot additionnée ou non d'une très faible quantité de sucre (2 p. 100), ou la décoction de topinambour; ces milieux ont été employés à l'état liquide ou mélangés à la gélose. Le milieu pauvre solide était enfin constitué par des fragments de pomme de terre.

Parmi les milieux d'épreuve qui permettent d'établir très rapidement la diagnose précise d'une espèce d'*Aspergillus glaucus*, la carotte sucrée, la pomme de terre et le jus de haricot à peine sucré sont ceux qui conviennent le mieux.

Cultures sur jus de haricot à 20 p. 100 de sucre et 10 p. 100 de glycérine. — Les cultures placées à la température de 23 à 25° développent en quelques jours un mycélium floconneux incolore immergé qui, bientôt, forme des plaques ou des gazons émergés; d'abord blanc de neige, ils deviennent jaune-soufre ou jaune orangé et sont bientôt remplis de périthèces. ceux-ci, chez beaucoup de formes, apparaissent à l'exclusion des conidies, aussi ce milieu est-il celui qui convient le mieux pour obtenir rapidement une grande quantité de périthèces.

Dans certains cas, la culture conserve jusqu'au bout la couleur jaune-soufre ou jaune-serin due à une matière colorante déposée sur les hyphes et analogue à celle qui colore les périthèces. Les formes *As. β*, *As. σ*, *As. λ*, *As. ζ*, *As. τ*, *As. ω* sont dans ce cas, et ce sont précisément les formes dont les thermiques correspondent à 0 et 37°,5.

Dans d'autres cas, la coloration de la masse mycélienne devient jaune orangé ou orangé brun et, sur cette teinte, les périthèces tranchent par leur couleur jaune d'or sur le fond plus sombre. La formation de ce pigment jaune ou jaune orangé a été indiquée par divers auteurs. Corda notamment (1) écrit à propos de l'*Eurotium herbariorum* « que l'hypothalle est souvent rouge brun ». Wehmer fait remarquer avec raison que ce pigment est caractéristique pour l'*A. glaucus* et permet de distinguer les formes de cette espèce des espèces voisines *A. Oryzæ* et *A. flavus*.

Les formes qui donnent lieu à cette teinte orangée sont celles dont les thermiques sont les plus bas de 0° à 32° ou de 0' à 28°, telles que *As. α*, *As. γ*, *As. x*, *As. ε*, *As. ν*, *As. η*, etc.

Si la formation des conidies est souvent absente dans ce milieu, certaines formes en fournissent toujours, notamment *As. ζ*, *As. ψ*, *As. ξ*, etc.

As. ξ est une forme intéressante parce qu'à l'inverse de toutes les autres elle ne forme ses périthèces que difficilement et fournit une production abondante de conidies; toutefois si l'on augmente la quantité de sucre dans le milieu où cette forme croît, la production des périthèces se trouve favorisée.

(1) Corda, *Loc. cit.*, t. IV, p. 36.

Ainsi l'*Asp.* ξ semé dans une décoction de haricots, additionnée de 10 p. 100 de glycérine et de 15 p. 100 de glucose, développe au bout de quelques semaines des gazons couverts de filaments conidifères communiquant à l'ensemble une teinte brun verdâtre sale; dans la culture, les périthèces sont peu nombreux même après deux mois. Mais si le semis a lieu dans un liquide formé de jus de haricots avec 10 p. 100 de glycérine et 25 p. 100 de sucre, on obtient de nombreux gazons émergés flottants jaune brun avec un très grand nombre de périthèces et les formes conidiennes deviennent rares.

Culture sur jus de haricots pur ou légèrement sucré. — La décoction de haricots pure n'est pas un bon milieu pour le développement des formes d'*Aspergillus glaucus*. La plupart de celles-ci ont une végétation misérable et ne forment qu'un certain nombre de flocons immergés toujours stériles. On peut obtenir une croissance plus active en ajoutant à la décoction de haricots une petite quantité de sucre (2 p. 100 environ).

Dans l'un ou l'autre de ces milieux, relativement pauvres, la végétation est caractéristique pour certaines formes. Ainsi l'*As.* α développe des gazons stériles, d'abord blancs, puis rosés, et enfin d'un beau violet qui devient peu à peu, dans les cultures âgées, violet noir très foncé; le liquide de culture devient en même temps brun noir et laisse déposer un précipité noir pulvérulent.

La teinte violacée des filaments mycéliens est si constante pour cette forme que j'avais songé à en faire la caractéristique d'une espèce nouvelle voisine de l'*E. herbariorum*.

Mais en procédant aux cultures comparées des diverses formes que j'ai récoltées, j'ai reconnu qu'un certain nombre d'entre elles sont susceptibles de prendre, quoique plus lentement, la teinte violette. Tel est le cas pour *As.* α , *As.* γ , *As.* ν , *As.* π , etc.

Toutes les autres formes cultivées dans les mêmes conditions développent des gazons stériles ou des gazons conidiens, mais aucune ne présente la couleur violette caractéristique: cette teinte, qui n'avait pas encore été signalée chez *A. glaucus*, est donc assez répandue, mais l'*As.* α est la forme chez laquelle elle apparaît toujours et très rapidement.

Il y aura donc lieu de distinguer parmi les formes que j'ai

étudiées deux séries : la série violette et la série non violette (blanche, gris verdâtre, etc.).

Décoction de topinambours. — La décoction de tubercules de topinambours, saturée d'inuline comme l'indique le dépôt blanc où cette décoction est conservée, fournit des résultats semblables à la décoction de haricots non sucrée, mais avec une végétation plus abondante.

Les deux séries que nous venons de distinguer, la série violette et non violette, sont très nettement différentes dans ce milieu.

Les *As.* α , γ , ζ , etc. donnent un mycélium stérile d'abord blanc puis passant peu à peu au violet clair, puis au violet foncé, mais l'*As.* α se distingue toujours des autres formes par l'apparition très précoce de la teinte violette. Dans tous ces cas le liquide de culture prend une teinte foncée brun violacé.

Les *As.* β , δ , λ , ρ , τ donnent aussi au début un mycélium blanc, mais celui-ci ne tarde pas à se couvrir de conidies sans laisser apparaître de teinte violette. La culture devient d'abord vert cendré, puis plus tard vert grisâtre sale; les conidies sont nombreuses et les périthèces rares.

Culture sur carottes sucrées et glycélinées. — Sur ce milieu qui constitue l'aliment de choix pour les plantes dont nous nous occupons (1) et à la température de 25°, assez voisine de l'optimum pour la plupart des formes, la germination a lieu rapidement. Au bout d'un jour, le substratum se couvre aux points de semis d'une efflorescence blanche qui ne tarde pas à donner naissance à un gazon blanc sur lequel on voit apparaître vingt-quatre heures plus tard les premiers appareils conidiens. Ceux-ci, d'abord blancs, développent rapidement dans les têtes fructifères la matière colorante caractéristique et la culture prend une teinte vert cendré, puis vert glauque qui ne tarde pas à virer au vert-olive plus ou moins foncé avant de prendre la couleur vert sale parfois un peu brunâtre que manifestent toutes les cultures vieilles.

(1) Ce milieu si favorable au développement d'un certain nombre d'*Aspergillacées* est, au contraire, presque stérile pour beaucoup de *Mucoracées* et de *Mucédinées*.

Les surfaces de semis étant limitées, c'est en ces places que les changements successifs de la couleur des conidies se manifestent, mais comme la végétation envahit rapidement le substratum, on peut apercevoir dans les premiers jours de la culture, tous les degrés de développement et par suite toutes les teintes qui se succèdent depuis la région centrale, vert sale, passant à une zone extérieure vert-olive pour aboutir à la couleur vert glauque ou vert cendré des bords occupés par les appareils conidiens les plus jeunes.

Jusqu'à ce moment les bords de la culture sont ordinairement floconneux et forment très fréquemment des franges de un demi-centimètre de long constituant une bordure élégante parfois double ou triple le long du substratum.

Chez un certain nombre de formes, les franges qui bordent les gazons fructifiés sont stériles, mais chez d'autres, notamment chez *As. ω*, *As. ρ*, *As. τ*, les filaments qui forment ces franges constituent des stolons sur lesquels se développent des appareils fructifères dressés, plus ou moins rapprochés sur le même stolon, mais toujours isolés et de taille de plus en plus petite à mesure qu'on s'éloigne du substratum.

Cette disposition correspond bien à la forme *repens*, mais elle n'existe pas chez toutes les formes qui sont les plus voisines et qui appartiennent comme les précédentes à la série des thermiques de 0° à 37°, 5.

D'ailleurs, dans cette série, les cultures ont un aspect général caractéristique par les faibles dimensions des têtes fructifères.

Au bout de quelques jours, environ 6 ou 10 jours, les cultures s'uniformisent et prennent une teinte vert sale et un aspect pulvérulent qui masque l'apparition des périthèces développés ultérieurement dans le feutrage du gazon situé au contact du substratum.

Avec les formes de la première série *As. θ* et *γ* et de la deuxième série *As. β*, *δ*, *ω*, etc., on n'observe plus aucun changement avec l'âge des cultures. Cependant chez *As. ρ* et *γ* le gazon est toujours assez court et se couvre de bonne heure, au moins aux températures élevées, de points jaunes formés par les périthèces.

Les cultures de la troisième et de la quatrième série sont semblables au premier jour du développement à ce que nous

venons de décrire, mais au bout de 10 à 15 jours suivant les formes, le gazon plus ou moins compact qui forme le support des appareils conidiens prend une teinte jaune orangé ou rouge orangé caractéristique. A mesure que la culture vieillit cette teinte devient plus foncée et chez des cultures vieilles le gazon laissé à découvert par les fructifications conidiennes devient brun foncé et presque entièrement noir. Un caractère fréquent des diverses formes des troisième et quatrième séries est fourni par les dimensions assez considérables des têtes fructifères, tantôt entièrement sphériques, tantôt, chez des cultures âgées, en forme de calice ou de pinceau, cette dernière forme signalée par Siebenmann et figurée par Corda.

Cet aspect est assez rapidement obtenu avec *As. η*, *As. μ*, *As. α*, plus lentement avec les autres formes. Au milieu de ce gazon rouge orangé, rouge brun ou noir, on voit se détacher les périthèces sous l'aspect d'une multitude de grains jaune soufre. Ces formes développent donc les matières colorantes rouge orangé et noire que nous n'avions pas observées dans les formes de la deuxième série.

Cultures sur pomme de terre. — La pomme de terre stérilisée est un milieu aussi défavorable à la végétation des formes d'*Aspergillus* que la décoction de haricots pure ou faiblement sucrée ; mais ce milieu, en raison même de sa faible valeur nutritive, convient assez bien pour la caractéristique des formes.

Les ascospores ou les conidies semées sur ce milieu et placées à la température de 21 à 23° germent moins rapidement que sur les carottes sucrées ; elles donnent naissance à un gazon blanc qui plus tard devient gris plus ou moins foncé par suite de la formation des conidies. Sur les pommes de terre nouvelles le gazon présente parfois, au début, une teinte verdâtre, mais le plus souvent cette teinte passe au gris ; certaines formes demeurent parfois entièrement blanches, telle par exemple *As. θ*, les autres *As. λ*, *ξ*, *λ* deviennent grises et le mycélium prend, sur une étendue plus ou moins grande, une teinte jaunecitron. Quand les surfacesensemencées portent des filaments fructifères, ce que l'on reconnaît par le velouté gris ou blanc des cultures, on s'aperçoit que les supports fructifères restent tou-

jours très courts comparativement aux dimensions qu'ils possèdent dans les cultures sur carotte sucrée ; la dimension des conidies subit aussi des modifications importantes dans ce milieu pauvre. Si l'on n'était pas prévenu il serait impossible de reconnaître dans ces cultures sur pomme de terre les formes de la série *As. glaucus*. J'ai déjà insisté (1) sur les variations importantes que le transport des spores d'une même espèce sur carotte sucrée ou sur pomme de terre peut imprimer à celle-ci. Avec l'*As. θ* j'ai obtenu une forme entièrement blanche encore plus caractéristique.

La plupart des formes de la première et de la deuxième série se comportent comme je viens de l'indiquer. Quelques formes des troisième et quatrième séries se comportent de la même manière, notamment *As. π*.

Mais la majeure partie de ces formes *As. α, ζ, ξ, ν*, etc. donnent des cultures floconneuses, forment des gazons d'abord blancs puis roses et enfin violet plus ou moins foncé ; ces gazons demeurent toujours stériles. Nous retrouvons ici et d'une manière constante la série violette dont le type le plus complet est constitué par la forme *As. ζ*.

En comparant les cultures sur pomme de terre et les cultures sur carotte sucrée, on s'aperçoit que presque toutes les formes qui donnent un mycélium stérile violet plus ou moins foncé sur pomme de terre sont aussi celles dont les gazons plus ou moins épais et feutrés prennent la teinte jaune orangé ou rouge orangé signalée par quelques auteurs.

En résumé, toutes les formes d'*Aspergillus glaucus* que j'ai rassemblées, cultivées sur des milieux riches en sucre ou sur des milieux pauvres, présentent, dans le cours de la végétation, des caractères particuliers qui permettent de les séparer en deux groupes.

Dans un premier groupe se rangent toutes les formes qui, sur pomme de terre, fournissent des gazons blancs gris ou verdâtres à fructifications très rares et à mycélium souvent jaune-serin par places ; les mêmes formes cultivées sur milieu

(1) L. Mangin, *Loc. cit.*, p. XXVI.

liquide très sucré donnent des gazons jaune-citron ou jaune-serin riches en périthèces. Ces formes correspondent assez exactement aux deux premières séries caractérisées par les thermiques les plus étendus ; première série à thermiques de 9 à 42-44° avec *As. θ* et *As. ζ*, deuxième série à thermiques de 0° ou 3° à 37°, 5 avec *As. β*, *δ*, *λ*, *τ*.

Le second groupe comprend les formes qui donnent, sur pomme de terre ou en milieu liquide pauvre en sucre, un mycélium ordinairement stérile devenant plus ou moins rapidement violet foncé ; sur carotte sucrée ou sur jus de haricot sucré, elles forment des gazons jaune orangé ou rouge orangé caractéristiques : ces formes correspondent à la troisième série à thermiques 0° ou 3° à 33°-34° et à la quatrième série à thermiques 3°-30°. La concordance de ces résultats nous fait déjà prévoir au moins deux groupes spécifiquement distincts ; l'existence de ces deux groupes s'affirmera encore par l'étude des appareils reproducteurs.

APPAREILS REPRODUCTEURS.

Toutes les formes que nous avons recueillies pour les comparer entre elles développent plus ou moins facilement les deux appareils reproducteurs du genre *Eurotium*, la forme conidienne et la forme ascosporee.

1° Appareil conidien.

Les filaments fructifères conidiens apparaissent très facilement dans les milieux les plus variés et aux diverses températures ; les périthèces, par contre, apparaissent plus rarement et seulement dans certaines conditions. La fréquence plus grande des appareils conidiens explique le rôle important qu'ils jouent dans la détermination des *Aspergillacées*. Ce rôle est-il justifié ? Dans quelle mesure doit-on faire intervenir les données numériques fournies par l'appareil conidien pour l'établissement des diagnoses ?

Lorsqu'on étudie une forme d'*Aspergillacée* qui ne possède pas de périthèces, on conçoit l'emploi des caractères fondés sur

l'appareil conidien : même dans ce cas, il était important de déterminer leur degré de constance.

De Bary avait déjà remarqué à propos de l'*Eurotium herbariorum* et de l'*E. repens*, spécifiquement séparés pour lui, que les conidies de ces deux espèces sont difficiles à distinguer (1).

« En ce qui concerne les conidies, il existe ici, comme chez la plupart des champignons, des variations importantes du diamètre, de sorte qu'il est impossible de dire, de chaque conidie isolée, si elle appartient à *E. repens* ou à *E. As. glaucus*. »

Les auteurs comme Wehmer qui ont repris l'étude des Aspergillacées n'ont pas attaché d'importance à cette observation capitale ; la seule conclusion qu'ils en ont tirée consiste à rejeter l'*E. repens* comme espèce distincte et à considérer cette forme comme une variété à peine différente de l'*E. herbariorum*.

J'ai montré récemment (2) que toutes les données fondées sur l'appareil conidien et notamment la forme, la grandeur et les ornements des conidies sont essentiellement variables avec la température et avec le milieu.

J'ai distingué dans la formation des conidies deux phases : la *formation normale* et la *formation désordonnée*. Dans la période de *formation normale*, qui correspond à l'optimum de température et d'aliment, les dimensions des conidies sont les plus faibles et présentent le minimum d'écart.

Dans la période de *formation désordonnée* qui se manifeste en deçà ou au delà de l'optimum thermique, la grandeur des conidies augmente, l'écart entre leurs dimensions s'accroît et la forme enfin se modifie plus ou moins : les variations qui se manifestent ainsi en dehors de l'optimum s'accroissent d'autant plus qu'on s'approche des limites de la végétation caractérisées, comme on le sait, par des déformations considérables de tout l'appareil conidien.

Quelques exemples suffiront, avec ceux que j'ai déjà publiés, pour donner une idée des variations que l'on peut observer soit dans la grandeur, soit dans la forme des conidies.

(1) De Bary, *Loc. cit.*, p. 379.

(2) L. Mangin, *Loc. cit.*, p. XXI.

Dimensions des Conidies exprimées en μ .

Culture sur carotte sucrée.

As. η .					
10-12°.		21-22°.		31°.	
	$7,5 \times 15,6$	7,5	$7,5 \times 12,2$	7,5	$7,5 \times 15$
6,6	$8,4 \times 15,9$	9,4	$8,4 \times 11,2$	8,4	$8,4 \times 12$
7,5	$9,4 \times 11,2$	10,3	$8,4 \times 12,2$	11,2	$8,4 \times 15$
9,4	$9,4 \times 13,1$	$7,5 \times 10,3$		$6,6 \times 16,9$	$9,4 \times 16,9$
10,3	$9,4 \times 15,9$			$7,5 \times 12,2$	$10,3 \times 16,9$
11,2	$12,2 \times 13,5$				

As. θ .					
10°.		20°.	41-42°.		
3,7	$5,6 \times 3,7$	2,8	3,7		
4,7	$7,5 \times 5,6$	3,7	4,7		
5,6	$7,5 \times 4,7$	4,7	5,6		
6,6					

Les variations que présentent les produits d'une même culture s'observent non seulement dans des têtes fructifères différentes, mais souvent dans les files cellulaires de la même tête. Toutefois, dans chaque file cellulaire, les conidies conservent souvent la même forme et l'on n'observe pas, au moins d'une manière régulière, les variations que Corda a signalées à propos de l'*E. repens*. En général la grandeur des conidies diminue graduellement depuis les spores les plus anciennes jusqu'aux plus récentes de la même file. C'est exceptionnellement que l'on constate des différences du simple au double analogues à celles que Corda a indiquées (1). Ces différences ne sauraient, en raison de l'irrégularité de leur apparition, au moins dans les formes que j'ai étudiées, acquérir la valeur d'un caractère spécifique.

C'est dans les chaînes différentes soit d'une même tête fructifère, soit de têtes fructifères diverses que les variations de forme et de grandeur sont les plus grandes.

La figure 3 montre deux chaînes fructifères de l'As. ψ , l'une avec spores rondes, l'autre avec spores allongées, ces dernières atteignant un diamètre moitié de leur longueur; chez As. ζ on observe (fig. 4) des chaînes à grandes conidies ovoïdes au milieu de chaînes à conidies presque sphériques dont les dimensions sont

(1) Corda, *Loc. cit.*, IV, pl. 53, fig. 14.

très réduites. Si je n'avais pas réalisé les préparations des diverses figures représentées, je ne pourrais pas croire que la même forme fournit des éléments conidiens aussi disparates.

La forme *As. ζ* fournit encore des variations non moins grandes par l'apparition, au milieu de chaînes con-

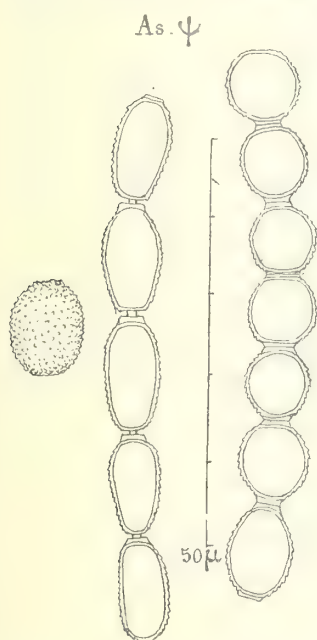


Fig. 3. — Deux files de conidies de l'*As. ψ* avec une conidie isolée montrant les ornements de la membrane. Température 18°.

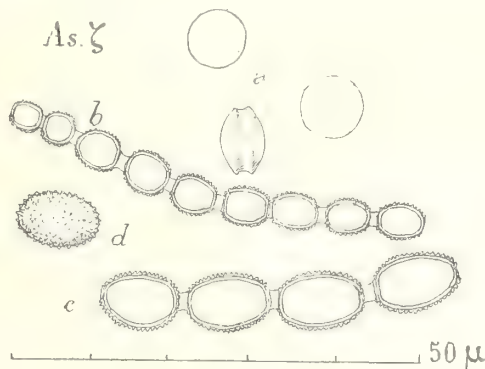


Fig. 4. — *As. ζ*, conidies et ascospores; *b*, *c*, conidies en chaîne d'une culture développée à 18°; *d*, conidies isolées, verruqueuses; *a*, ascospores vues de face et de profil.

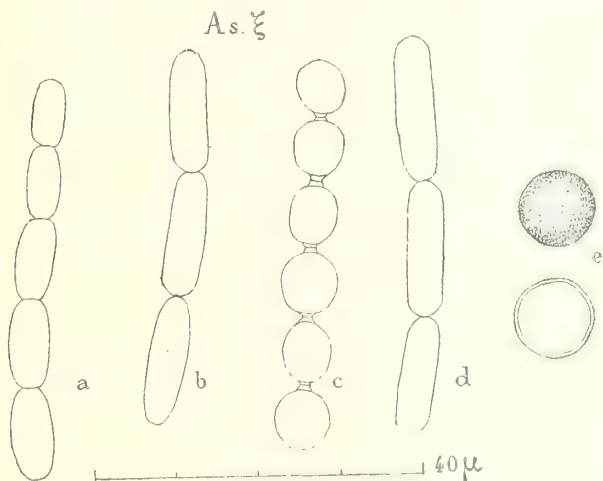


Fig. 5. — *As. ζ*. Conidies développées dans la même culture à 21°. — *c*, conidies normales les plus nombreuses; *a*, *b*, *d*, conidies anormales, moins nombreuses; *e*, conidie isolée, finement verruqueuse.

diennes normales, d'un petit nombre de chaînes à éléments

cylindriques ayant 3,7 à 4 μ de large et de 7 à 15 μ de longueur. Ces formes aberrantes apparaissent aussi bien à 31° qu'à la température de l'optimum. Ce sont des exemples de

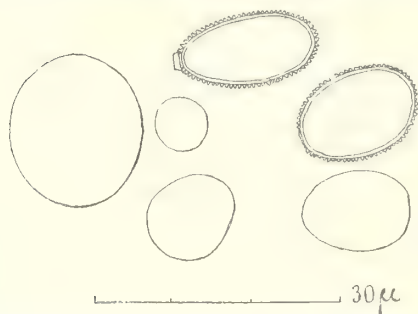


Fig. 6. — Conidies de l'*As. η* développées à 21-22°. Elles présentent des écarts plus grands que dans toutes les autres formes.

variations brusques qu'il serait intéressant de fixer, mais dont la cause nous échappe. La figure 6 montre enfin les conidies de l'*As. η*, développées à la température de 21°-22°.

En ce qui concerne les ornements des spores, j'ai indiqué déjà (1) que ces formations s'amoindrissent ou disparaissent à

mesure que la température s'élève.

Les spores fortement échinées à basse température deviennent simplement échinulées aux températures élevées; celles qui sont échinulées à basse température deviennent souvent lisses aux températures élevées.

Non seulement les conidies, mais les pédoncules fructifères subissent aussi de nombreuses modifications; la longueur des filaments fructifères, leur diamètre, les dimensions de l'ampoule servant d'insertion aux stérigmates varient dans de si larges limites que leur grandeur n'est pas plus caractéristique que la taille ou la forme des conidies.

Les variations si considérables de l'appareil conidien sous l'influence de la température et du milieu, permettent-elles d'apprécier des différences entre les multiples formes de l'*A. glaucus*?

Le tableau suivant nous renseignera sur ce point. Dans ce tableau, chaque forme est définie par l'aspect des conidies et par les dimensions extrêmes qu'elles offrent à la température optimum et dans le milieu le plus favorable (2).

(1) L. Mangin, *Loc. cit.*, p. XXV.

(2) Les dimensions sont exprimées en μ et, sauf indications contraires, à la température voisine de l'optimum.

Tableau de la dimension des Conidies.

- α. Conidies sphériques, lisses ou échinulées (6,6 ; 9,6) 31°.
- β. C. sphériques et ovoïdes, lisses ou échinulées, 6,6 ; 6,6 × 5,6 ; 5,6 × 4,7.
- γ. C. sphériques, finement verruqueuses, 6,6 ; 5,6.
- δ. C. sphériques, lisses ou faiblement échinulées, 5,6 ; 4,1.
- ε. C. ellipsoïdales à verrues fortes, épineuses, 7,5 ; 9,4 ; 7,5 × 9,4 ; 11,2 × 9,4.
- ζ. C. sphériques, lisses ou finement échinulées, 6,6 ; 9,4 ; 11,2 × 9,4.
- η. C. ellipsoïdales fortement verruqueuses, 7,5 ; 10,3 ; 12,2 × 8,4 ; 12,2 × 7,5.
- θ. C. sphériques finement échinulées, 2,8 ; 4,7.
- ι. C. sphériques ou ellipsoïdales finement échinulées, 5,6 ; 7,5 ; 6,6 × 5,6 ; 10,3 × 7,5.
- κ. C. sphériques fortement échinées, 6,6 ; 7,5.
- λ. C. sphériques verruqueuses, 4,6 ; 5,6.
- μ. C. ellipsoïdales, fortement verruqueuses, 7,5 × 10 ; 9,3 × 11,2.
- ν. C. ovoïdes ou ellipsoïdales, fortement verruqueuses, 5,6 ; 8,4 ; 9,3 × 7,5.
- π. C. sphériques, rarement ovoïdes, 5,6 ; 7,5.
- ο. Conidies sphériques ou ovoïdes fortement verruqueuses, 5,6 ; 8,5 ; 10,3 × 9,4 ; 9,4 × 5,6.
- ρ. C. sphériques, parfois ovales, lisses ou finement échinulées, 5,6 ; 6,6.
- σ. C. ellipsoïdales, verruqueuses, 6,6 × 11,2 ; 7,5 × 9,4.
- τ. C. sphériques, faiblement échinulées, 5,6 ; 4,7 ; 6,6 × 6,6.
- φ. C. sphériques ou ovoïdes, 3,7 ; 7,5 ; 4,7 × 5,6 ; 12,1 × 9,4.
- χ. C. sphériques ou ovoïdes, verruqueuses, 5,6 × 7,5 ; 9,4 × 6,6 ; 4,7 ; 7,5.
- ψ. C. ellipsoïdales fortement verruqueuses, 6,6 ; 9,4 ; 9,4 ; 7,5.
- ω. C. sphériques lisses ou à peine échinulées, 4,7 ; 8,4.
- ξ. C. sphériques, quelquefois ellipsoïdales, très finement granuleuses, 5,6 ; 7,5 ; 3,7 × 7,5 ; 3,7 × 15.

Ce tableau permet de distinguer deux groupes dans les appareils conidiens, celui des conidies ordinairement sphériques très rarement ovoïdes et celui des conidies ordinairement ellipsoïdales.

Dans le premier groupe les conidies sont en général très faiblement ornées, lisses parfois, elles sont le plus souvent très faiblement échinulées. Il n'y a d'exception que pour les formes *As. θ*, *As. ζ*. La première de ces formes est d'ailleurs caractérisée par l'exiguïté de ses spores, toujours inférieures aux conidies les plus petites chez toutes les autres formes.

Ce groupe correspond assez nettement à toutes les formes dont les extrêmes de température sont les plus étendus, 0° ou 3° à 37 et 40°. Les dimensions moyennes des conidies des formes qu'il contient sont relativement faibles, elles oscillent entre 4,7 et 6,6, rarement davantage: 7,5 et 8,4 sont des grandeurs assez peu souvent réalisées.

Le deuxième groupe comprend les formes à conidies ellip-

soïdales fortement échinées, ou verruqueuses, avec des dimensions qui oscillent entre 6,6 et 9,4, dépassant souvent 10 μ au moins dans un de leurs diamètres ; ce groupe comprend toutes les formes dont les thermiques de végétation sont moins étendus 0° ou 3° à 35° ou parfois même à 30° et moins.

Il reste bien entendu que ces différences ne sont appréciables que si la culture a lieu à l'optimum de température ou au moins à une température de 22° à 24° la plus voisine de l'optimum pour la plupart des espèces.

En dehors de ces données générales et nécessairement incertaines à cause des variations brusques dont nous avons donné quelques exemples (figures 3 à 5), on peut conclure que chez toutes les formes d'*Aspergillus glaucus*, l'appareil conidien ne peut fournir, ni dans sa forme, ni dans la grandeur de ses éléments, de données suffisantes pour la caractéristique des espèces.

Une seule forme fait exception, c'est l'As. 6 dont les conidies ordinairement sphériques et faiblement échinées ont un diamètre variant de 2 μ ,5 à 4 ou 5 μ , au maximum.

Toutes les autres formes ont des conidies de grande taille dépassant 5 μ et capables d'atteindre 15 μ et même 18 μ .

Quand on récolte une forme conidienne dont les conidies ont un diamètre supérieur à 5 μ , on ne peut déduire de cette observation qu'une chose : c'est que cette forme appartient au groupe des *macroconidies* de Wehmer. Pour faire une détermination plus précise et décider à quelle forme spécifique appartient l'échantillon observé, on devra recourir à d'autres caractères.

2° Périthèces.

Toutes les formes que j'ai rassemblées développent plus ou moins rapidement leurs périthèces quand elles sont cultivées dans des conditions convenables. Le travail de Klebs (1) nous a fourni des documents intéressants sur la formation des ascospores ; c'est en nous inspirant de ces importantes recherches que nous avons pu constituer un milieu où l'apparition des périthèces a toujours lieu.

(1) Klebs, *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einiger Algen und Pilzen*. Iena, 1896.

Lorsqu'on se propose d'étudier les diverses formes de l'appareil reproducteur, la culture sur carottes sucrées doit être préférée, car au bout de huit à dix jours à 23-25°, le gazon blanc plus ou moins floconneux a développé successivement, d'abord les conidies, puis, plus tard, les périthèces.

Certaines formes peuvent même ne fournir que des périthèces à l'exclusion plus ou moins complète de la forme conidienne : tel est le cas pour *As. 7* qui à 25° et surtout à 30° couvre en quelques jours le substratum d'un gazon ras jaune-soufre entièrement farci de périthèces. D'autres formes au contraire développent leurs périthèces très tardivement, tel est le cas pour les *As. 5*.

En tout cas, toutes choses égales d'ailleurs, l'apparition des périthèces est fonction de la température : très rapide aux températures élevées, elle est beaucoup plus tardive aux basses températures et, aux limites inférieures de la végétation, ces formations n'apparaissent pas ou n'apparaissent qu'au bout de plusieurs mois. Au voisinage de la limite supérieure de la végétation la formation des périthèces est aussi ralentie mais très faiblement.

Ces observations montrent que l'optimum pour cette formation ne concorde pas avec l'optimum de végétation et de formation des conidies ; il est toujours bien plus élevé que ce dernier.

Si l'on veut obtenir des périthèces à l'exclusion des conidies, il faut employer des milieux liquides constitués par une décoction de carottes ou de haricots additionnée de 10 p. 100 de glycérine et de 20 p. 100 de glucose. Ces milieux étant disposés dans des boîtes plates, ne tardent pas à se couvrir d'un gazon émergé d'un blanc de neige, puis ce gazon prend une belle teinte jaune-citron et les périthèces apparaissent en si grande abondance que ce dernier en est littéralement farci.

Dans ces conditions, la plupart des formes d'*Eurotium* ne forment pas de conidies, seules les formes *As. 5*, *As. 6*, *As. 7* en produisent une grande quantité et le gazon prend une teinte verdâtre sale piquée de points jaunes formés par les périthèces.

Dans les milieux faiblement ou pas sucrés la formation des périthèces est rare.

Influence de la température sur les caractères de la forme ascosporée. — Nous avons vu plus haut combien la température et le milieu modifient la forme conidienne.

Les périthèces participent-ils à cette cause de variation ? Pour résoudre cette question j'ai cultivé les diverses formes d'*A. glaucus* sur carotte sucrée aux températures les plus différentes.

Le résultat a été constant. Quelles que soient les différences de température et quel que soit le milieu, pourvu qu'il soit favorable à la formation des organes ascosporés, *la forme et la dimension des ascospores demeurent constantes*. La seule variation observée réside dans la grandeur des périthèces.

Voici à titre d'exemple des données caractéristiques :

Température.	8-10°.	21-22°.	31°.	41°.
As. θ .	»	$4,7 \times 3,7$	»	$4,7 \times 3,7$
As. η .	$9,4 \times 7,5$	$9,4 \times 7,5$	$9,4 \times 6,6$	»
As. ϵ .	$7,5 \times 5,6$	$7,5 \times 5,6$	»	»

La constance des dimensions des ascospores opposée à la variation de l'appareil conidien souligne une fois de plus l'importance de l'appareil ascosporé dans la caractéristique des espèces.

Dimensions moyennes et caractéristiques des Ascospores.

- α . $7,6 \times 5,6$, gouttière apparente, crêtes peu saillantes.
- β . $4,7 \times 3,7$, gouttière à peine apparente.
- γ . $7,6 \times 5,6$, gouttière nette, crêtes apparentes.
- δ . $4,7 \times 3,7$ ($5,6 \times 4,1$), gouttière à peine apparente.
- ϵ . $7,5 \times 5,6$ ($8,4 \times 6$), gouttière nette, double crête saillante.
- ζ . $7,5 \times 5,6$ ($8 \times 6,1$), gouttière nette, crêtes bien marquées.
- η . $9,4 \times 7,5$ ($9,8 \times 7,5$), gouttière nette, crêtes bien marquées.
- θ . $4,7 \times 3,7$, gouttière nette, crêtes arrondies.
- ι . $7,5 \times 5,6$ ($8,4 \times 5,6$), gouttière nette, crêtes bien marquées.
- κ . $7,5 \times 5,6$ ($7,3 \times 5,8$), gouttière nette, crêtes bien marquées.
- λ . $4,7 \times 3,7$, gouttière à peine apparente.
- μ . $9,4 \times 6,6$ ($8,4 \times 6,6$), gouttière nette, crêtes émoussées.
- ν . $9,4 \times 6,6$ ($8,4 \times 6,6$), gouttière nette, crêtes saillantes.
- π . $7,5 \times 5,6$ ($8,4 \times 6,6$), gouttière nette, crêtes saillantes.
- \omicron . $7,5 \times 5,6$, gouttière nette, crêtes marquées.
- ρ . $5,1 \times 3,6$, gouttière à peine apparente.
- σ . $8,0 \times 5,8$ ($8,4 \times 5,6$), gouttière nette, crêtes apparentes.
- τ . $5,1 \times 4,2$, double crête à peine saillante.
- φ . $4,7 \times 3,7$, gouttière à peine apparente.
- χ . $5,8 \times 4,3$ ($4,7 \times 3,7$), gouttière nette, crêtes très accusées.
- ψ . $7,5 \times 5,6$ ($6,6 \times 4,7$), gouttière nette, crêtes aiguës très apparentes.
- ω . $4,7 \times 3,7$ ($4,4 \times 3,6$), gouttière non apparente.
- ξ . $7,5 \times 5,6$ ($6,6 \times 5,6$), gouttière nette, crêtes accusées.

L'examen de ce tableau fait apparaître au point de vue des dimensions des ascospores trois grandeurs : 1° celles dont les ascospores oscillent autour des dimensions $4 \mu 7 \times 3 \mu 7$; 2° celles dont les dimensions des ascospores sont représentées par $7 \mu 5 \times 5 \mu 6$, et enfin 3° celles dont les ascospores répondent à $9 \mu 4 \times 7 \mu 5$. Si l'on remarque, comme nous l'avons vu plus haut, que la grandeur des ascospores demeure constante, quelle que soit la température, que les fluctuations individuelles sont impuissantes à combler les intervalles qui séparent les dimensions de ces trois séries, on doit reconnaître que l'*Aspergillus glaucus* renferme trois séries de formes bien distinctes. D'ailleurs les données fournies par les dimensions sont accompagnées de différences de forme très caractéristiques. Ainsi les ascospores petites ($4,7 \times 3,7$), vues de profil, présentent au niveau du grand cercle, non plus une gouttière, mais une zone large aplatie, entièrement dépourvue de crêtes (fig. 7, As. β).

Deux formes seulement As. η et As. χ font exception à ce caractère, car leurs ascospores présentent une gouttière nette bordée par deux crêtes arrondies (As. η), ou bien saillantes (As. χ).

Ces deux formes à petites ascospores et à gouttière marginale nette (fig. 7) correspondent aux thermiques de végétation les plus élevées 8 ou 9 à 43 ou 44°. Toutes les autres formes, à ascospores petites, sans gouttière saillante, correspondent aux thermiques de 0° ou 3° à 37,5°.

La deuxième série est caractérisée par des ascospores de

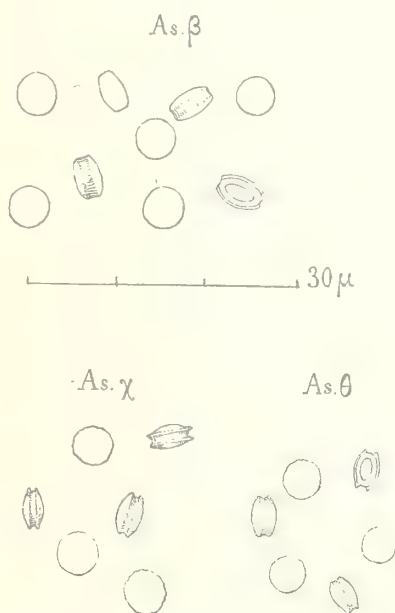


Fig. 7. — Ascospores à petites dimensions $4 \mu 7 \times 3 \mu 7$. As. β ascospores, vues de face et de profil, ces dernières montrent que la gouttière n'est pas apparente. As. χ , ascospores à gouttière très marquée et à crêtes très apparentes. As. η , ascospores à gouttière nette et à crêtes peu saillantes.

dimensions $7,6 \times 5,6$ qui présentent sur leur grand diamètre une gouttière bien nette, bordée de deux crêtes circulaires plus ou moins saillantes (fig. 8, *As. ζ* et *As. ο*) et fig. 9, *As. ψ*); les

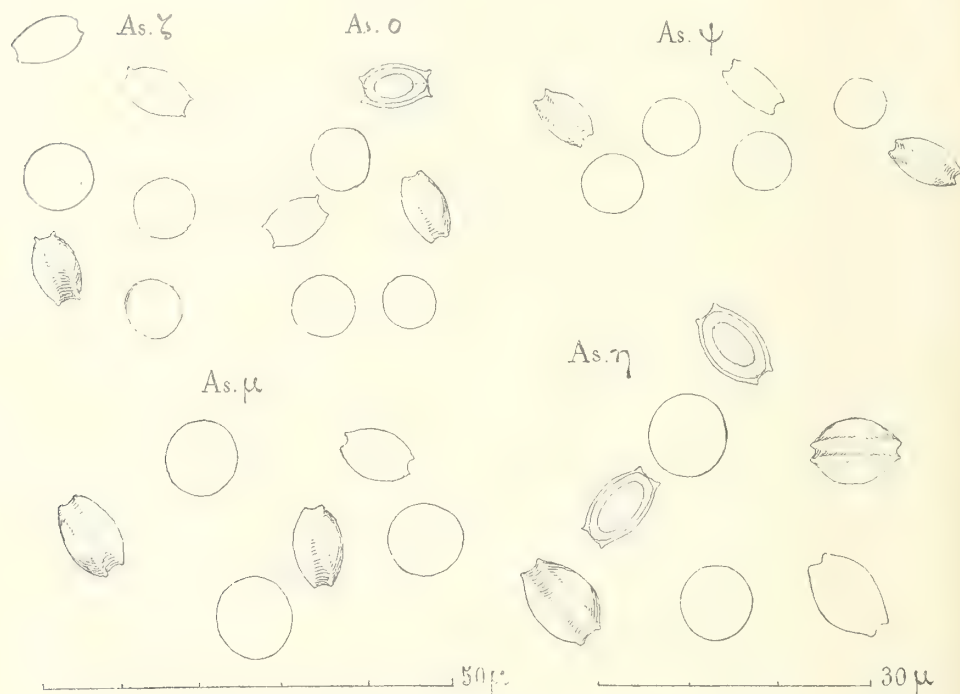


Fig. 8. — Ascospores de diverses formes. *As. ζ* et *As. ο* de dimensions $7 \mu 6 \times 5 \mu 7$, vues de face et de profil. *As. μ*, dimensions $9,4 \times 6,6$. L'une des formes *As. ο* montre la coupe optique d'une ascospore avec la ligne pointillée de moindre résistance.

Fig. 9. — *As. ψ*, ascospores de dimensions $7 \mu 6 \times 5 \mu 7$. *As. η*, ascospores ayant $9 \mu 4 \times 6 \mu 6$. Parmi celles-ci, deux sont vues en coupe optique et montrent la ligne de moindre résistance.

formes correspondant à cette série sont celles dont les thermiques sont 0° ou 3° et 33° ou 34° .

Enfin la troisième série est caractérisée par des ascospores de dimensions moyennes $9,4 \times 6,6$ ayant aussi, sur leur grand diamètre, une gouttière nette séparée par deux crêtes plus ou moins saillantes (fig. 8, *As. μ* et fig. 9, *As. η*). Ce sont les formes dont la limite de végétation supérieure n'atteint pas ou atteint à peine 30° .

Entre ces deux dernières séries il n'existe pas de différence fondamentale autre que celle des dimensions, encore faut-il

remarquer que dans la troisième série, certaines ascospores plus petites atteignent les dimensions $8,4 \times 6,6$; tandis que dans la seconde série certaines ascospores plus grandes atteignent les mêmes dimensions $8,4 \times 6,6$; mais si l'on examine un grand nombre d'ascospores de la deuxième série on ne trouve jamais de dimensions supérieures à $8,4 \times 6,6$ et on observe des ascospores plus petites, tandis que les ascospores de la troisième série ne descendent jamais au-dessous de $8,4 \times 6,6$, mais montrent fréquemment des ascospores plus grandes.

La forme des ascospores est aussi constante que leurs dimensions lorsqu'on les examine à l'état de maturité complète; lorsqu'elles sont plus jeunes la gouttière n'est pas toujours apparente et les deux crêtes saillantes sont réunies en une seule qui donne à la spore un aspect lenticulaire très net. J'ai observé souvent cette

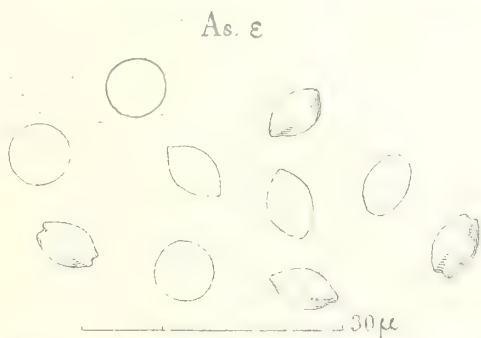


Fig. 10. — Ascospores de *As. ε* montrant à côté des formes à gouttière à double crête, des formes lenticulaires à une crête.

forme à plusieurs reprises; je la représente chez *As. ε* fig 10).

Quand les ascospores sont jeunes elles sont lenticulaires avec bords aigus ou émoussés, puis, à mesure que la spore mûrit, l'épaisseur de la lentille augmente et l'augmentation porte sur le grand cercle ou la région moyenne; il se constitue ainsi un méplat sans gouttière chez les petites formes et une gouttière dont les bords plus ou moins saillants correspondent au dédoublement du bord unique de la forme lenticulaire primitive. Par suite de cet accroissement diamétral, la membrane de l'ascospore est moins épaisse dans cette zone que partout ailleurs et la bordure sans gouttière ou la gouttière constituent une zone de moindre résistance (fig. 8 et 9) qui se déchirera, au moment de la germination, pour permettre à la masse plasmique protégée par l'endospore de s'évader de l'enveloppe résistante formée par l'exospore.

Aucune des formes que j'ai réunies ne m'a présenté d'ascospores à grand diamètre (12 μ) comme celles que Meissner a signalées pour son *Eurotium Aspergillus medius*.

MATIÈRES COLORANTES PRODUITES DANS LES CULTURES.

On sait que les cultures des *Eurotium* présentent des couleurs spéciales, très caractéristiques des appareils reproducteurs formés; elles sont vert glauque, vert-olive et vert brunâtre sale suivant leur âge quand les appareils conidiens existent seuls à la surface de la culture; elles sont jaune-citron ou jaune-soufre quand les périthèces se développent à l'exclusion des conidies. On connaissait donc deux pigments, l'un, *vert*, développé sur les conidies, l'autre, *jaune*, sur les périthèces et sur le mycélium qui les accompagne. On n'ignorait pas que les cultures âgées perdent la teinte franche des appareils conidiens ou des périthèces pour prendre un aspect vert brunâtre sale, mais on n'avait pas signalé de matière colorante spéciale capable de donner aux cultures vieilles leur aspect particulier. D'autre part, malgré l'observation de Corda que nous avons rapportée déjà au sujet de la coloration rouge de l'hypothalle, on n'avait pas observé jusqu'à Meissner la production d'un pigment jaune orangé.

Au sujet de la coloration des cultures d'*Aspergillus glaucus*, voici ce qu'écrivait Wehmer (1): « A côté de la couleur verte des conidies (coloration de la membrane), il se forme une matière colorante jaune qui donne leur teinte aux périthèces et aux hyphes âgés (excrétion de corpuscules), mais bientôt elle se transforme en rouge jaune sale ou en brun rouge et cette coloration est la cause de la coloration brune des cultures sur liquide. On ne sait rien de plus sur ce sujet ». Pourquoi Wehmer n'a-t-il pas songé à signaler les données suivantes fournies par Meissner ? (2).

« La coloration rouge orangé du mycélium dans les grandes cultures est occasionnée par une substance colorante qui se sépare à la surface des filaments mycéliens et qui est soluble dans l'alcool et dans l'eau.

(1) Wehmer, *Loc. cit.*, description de l'*A. glaucus*, p. 67.

(2) Meissner, *Loc. cit.*, p. 342.

« La solution alcoolique, comme la solution aqueuse, sont fluorescentes; dans la lumière transmise elles sont rouge orangé, dans la lumière réfléchie, elles sont jaune verdâtre. Si l'on ajoute à la solution alcoolique une trace d'ammoniaque on obtient une coloration rouge, avec ammoniaque en excès une coloration violette; toutes deux sont durables à la lumière.

« Avec une trace de soude on obtient une coloration rouge qui se transforme graduellement en une coloration violette.... Par l'acide sulfurique, l'acide chlorhydrique, l'acide azotique la matière colorante n'est pas détruite. »

Ces données de Meissner sont assez précises, mais elles sont incomplètes parce que l'auteur n'a pas réussi à séparer du pigment jaune orangé, la couleur brune ou le pigment noir qui l'accompagnent souvent.

En effet, certaines formes de l'*Aspergillus glaucus* fournissent des pigments beaucoup plus variés qu'on ne le supposait jusqu'ici.

Nous prendrons pour exemple l'As. γ développé dans le jus de haricots faiblement sucré. Nous avons vu que dans ce milieu l'As. γ demeure ordinairement stérile et développe des gazons étendus d'abord roses, puis violet foncé et enfin violet noir. La couleur foncée de la culture est encore exagérée parce que le liquide devient noir brun.

Examinons les pigments développés dans ces cultures. Le gazon mycélien violet noir est séparé par des lavages à l'eau du liquide de culture brun foncé, puis il est débarrassé, par des lavages successifs à l'alcool, des matières solubles dans ce véhicule; après ces lavages successifs, il reste un feutrage de filaments mycéliens d'un noir intense qu'il n'est pas possible de débarrasser de leur teinte par l'alcool bouillant.

Nous avons donc à examiner : 1° le liquide de culture brun foncé, 2° la solution alcoolique obtenue après macération du mycélium, et 3° le résidu mycélien coloré en noir.

1° *Liquide de culture brun foncé.* — Ce liquide est filtré, il renferme une matière colorante brune soluble dans l'eau et laisse sur le filtre une poussière noire qui, par des lavages répétés, devient noir verdâtre. Cette matière est insoluble dans les alcalis étendus, dans les acides étendus, dans l'alcool,

l'éther, mais elle se dissout dans l'acide sulfurique ordinaire en prenant une belle coloration vert-émeraude ; dès qu'on étend d'eau l'acide sulfurique, la matière colorante se précipite en un dépôt vert terne et le liquide filtré demeure incolore.

Le liquide de culture renferme donc un pigment brun et un pigment noir verdâtre soluble dans l'acide sulfurique.

2° Solution alcoolique. — La solution alcoolique provenant de l'épuisement du mycélium par l'alcool froid, puis par l'alcool bouillant, donne un liquide jaune brun par transparence, doué d'une fluorescence jaune verdâtre. Si on évapore la solution au bain-marie, le résidu brun obtenu se dissout dans une solution de soude à 1 p. 100 en donnant une solution violet rouge ou violet noir. La solution renferme un pigment violet mélangé à un pigment brun (avec les premières solutions alcooliques) ou à un pigment noir (avec les dernières solutions). Si l'on neutralise après filtrage la solution alcaline par un acide, l'acide chlorhydrique par exemple, on obtient un précipité brun et l'eau de lavage est à peine teintée en brun clair ; on dessèche le précipité et on le dissout dans l'éther, on obtient un liquide brun rouge qui colore le papier en rouge saumon ; le liquide filtré évaporé donne un résidu qui prend déjà, sous l'action des alcalis, une belle couleur violette parce que les pigments bruns et noirs sont restés sur le filtre.

Pour purifier encore cette matière, on dissout l'extrait sec éthéré dans la benzine ; après filtration la solution laisse déposer par évaporation un extrait saumon foncé qui se dissout en violet foncé dans la solution de soude à 1 p. 100 ; il semble en même temps qu'une matière grasse soit décomposée car le liquide alcalin violet se couvre de minces pellicules blanches.

La solution alcaline violette filtrée est neutralisée exactement par l'acide chlorhydrique étendu, elle précipite un dépôt rouge orangé que l'on peut séparer par filtration du liquide incolore. La solution alcoolique primitive renfermait donc un pigment jaune orangé qui devient violet sous l'action des alcalis. C'est le pigment qu'a signalé Meissner ; mais cet auteur n'a pas vu la teinte violette dans les cultures, il a seulement observé la teinte rouge orangé. Ce que nous avons dit à propos des différences d'aspect des cultures nous montre que la forme violette se

rencontre dans les cultures en milieu neutre ou légèrement alcalin; la forme jaune orangé existe dans les cultures en milieu faiblement acide.

Le pigment est soluble en toutes proportions dans l'alcool, l'éther, la benzine, moins soluble dans le chloroforme, le sulfure de carbone et à peine soluble dans l'éther de pétrole. Il est soluble en virant au violet dans les liquides faiblement alcalins; les acides organiques et minéraux précipitent la matière colorante de ces dissolutions violettes en un précipité jaune orangé. Toutefois il faut faire exception pour l'acide sulfurique concentré (l'acide sulfurique du commerce) qui dissout le pigment jaune orangé en violet pourpre, et la solution demeure inaltérée pendant plusieurs semaines; mais si on étend d'eau ce liquide acide, aussitôt la matière colorante se précipite en flocons jaune orangé.

Enfin, contrairement aux affirmations de Meissner, ce pigment est peu soluble dans l'eau froide, un peu plus soluble dans l'eau bouillante; dans l'eau distillée la coloration est jaune-paille, dans l'eau de source elle a une teinte rose-saumon. La fluorescence est nulle et ne se manifeste que dans les solutions alcooliques, éthérées ou benzînées.

Il suffit d'une faible quantité de carbonate de sodium pour augmenter le pouvoir dissolvant de l'eau et virer la teinte jaune en violet plus ou moins foncé. Déjà au titre de $\frac{3}{100000}$ la solubilité est très grande; elle devient très rapide avec les solutions de carbonate de sodium au millième.

Le pigment jaune orangé est en somme *très sensible* aux moindres variations d'acidité ou d'alcalinité des milieux; ce fait explique pourquoi, dans les milieux de culture, des modifications dans la réaction de ceux-ci, difficiles à saisir, retentissent immédiatement sur la couleur de la culture qui devient violette (bouillon de haricots, de topinambour, tranches de pomme de terre) ou demeure jaune orangé (tranches de carottes, bouillon de carottes, etc.).

3° *Résidu mycélien coloré en noir.* — Quand ce résidu a été épuisé par l'alcool ou par les alcalis étendus bouillants, on obtient une masse noire qu'il est impossible de décolorer; si on la traite

par l'acide sulfurique ordinaire, celui-ci dissout la matière noire, on filtre sur du coton de verre et on étend d'eau, la matière colorante se précipite en flocons noirs; par filtration le précipité noir est retenu sur le filtre et le liquide qui passe est incolore.

En définitive, la culture de l'*As. π* développe dans le jus de haricots légèrement sucré trois pigments particuliers : 1° pigment *noir verdâtre* qui est accumulé dans le milieu de culture; 2° un pigment *jaune orangé* devenant *violet* dans les milieux alcalins, soluble dans l'alcool, l'éther, la benzine, soluble dans les alcalis, insoluble dans les acides, c'est le plus important, il est toujours fixé sur le mycélium, soit à l'état de granulations dans le protoplasma, soit en incrustations de la membrane; 3° un pigment *noir foncé* adhérent au mycélium et soluble comme le premier dans l'acide sulfurique ordinaire. Si l'on ajoute à ces produits colorants le pigment *vert* des conidies et le pigment *jaune* des périthèces, on constate que l'*As. π* fabrique dans le cours de sa végétation au moins cinq pigments différents. C'est le premier exemple, croyons-nous, d'un organisme dont l'activité chromogène soit si variée.

La production de ces pigments a lieu dans tous les liquides ou substratums de culture, mais le pigment ne devient violet que sur les milieux neutres ou légèrement alcalins. Sur la carotte il devient jaune orangé, sauf quand la culture est vieille et les liquides de culture deviennent noirs.

Cette propriété est-elle spéciale à l'*As. π* , comme je l'avais cru d'abord? L'examen des diverses formes que j'ai rassemblées montre que certaines d'entre elles jouissent des propriétés que l'*As. π* vient de manifester, mais à des degrés variés. La formation d'un pigment jaune orangé ou violet, suivant les réactions des milieux, a lieu aussi chez *As. α* , *As. γ* , *As. π* , *As. ϵ* , *As. μ* , c'est-à-dire chez toutes les formes qui possèdent des ascospores moyennes et grandes; cette formation fait défaut ou demeure très fugace chez les espèces à petites ascospores *As. θ* , *As. ζ* , *As. β* , *As. δ* , *As. λ* , etc. De là vient la distinction que nous avons dû faire entre les formes violettes et les formes non violettes. L'inégale activité pigmentaire de formes très voisines

nous autorise à en faire un caractère de race qui s'est toujours maintenu dans nos cultures.

Nous savions déjà que les formes de l'*A. glaucus* étaient remarquables par la variété des diastases qu'elles fabriquent ; les données précédentes montrent que leur activité chromogène ne le cède pas à leur activité diastasique.

SYNTHÈSE DES RÉSULTATS OBTENUS, ÉTABLISSEMENT DES GROUPES SPÉCIFIQUES

À la question posée au début de ce mémoire : Qu'est-ce que l'*As. glaucus* ? nous sommes en état de répondre maintenant que cette espèce, considérée au sens large, comprend un certain nombre de formes qu'il faut distinguer spécifiquement.

Les caractères qui permettent de définir les types spécifiques sont fondés sur les thermiques de la végétation, sur la forme et la grandeur des ascospores, sur le mode de végétation ; la constitution de l'appareil conidien est trop variable, comme nous l'avons établi, pour fournir des données précises.

La concordance qui existe entre la grandeur et la forme des ascospores, d'une part, et les thermiques de la végétation, d'autre part, nous autorise à distinguer deux séries : l'une à ascospores petites $4,7 \times 3,7$ le plus souvent dépourvues de sillon, à thermiques étendus de 9° à 43° ou de 10° à $37^{\circ},5$; l'autre, à ascospores plus grandes, $7,5 \times 5,6$ ou $9,4 \times 6,6$ pourvues d'un sillon au bord lenticulaire bordé de deux crêtes plus ou moins saillantes qui leur donne la forme d'une poulie à faces bombées : cette série correspond à des thermiques moins étendus, 0° ou $3^{\circ} - 33^{\circ} - 34^{\circ}$ ou 0° ou 3° à 30° .

Dans la première série, le plus grand nombre des formes *As. β*, *As. δ*, *As. λ*, *As. τ*, *As. φ*, *As. ω*, *As. ρ*, correspond exactement par la forme et par les dimensions des ascospores à l'*Eurotium repens* de de Bary qui reprend le rang d'espèce que lui avait attribué le célèbre mycologue. Toutes les formes qu'elle réunit sont en outre caractérisées par des thermiques assez étendus, par des têtes fructifères petites et par des conidies le plus souvent sphériques lisses ou finement verruqueuses. Elles ne produisent pas de pigment jaune orangé ni de pig-

ment noir, sauf le pigment brun mal déterminé qui provoque la teinte vert brunâtre sale des vieilles cultures.

Il faut distraire de cette première série deux formes spécifiquement distinctes : l'As. 6 et l'As. 7, dont les ascospores se distinguent par le sillon plus ou moins prononcé de leur bord lenticulaire, par les thermiques de leur végétation, compris entre 8° ou 9° et 42°,5. Aucune des formes de l'*Eurotium repens* ne présente des limites aussi élevées.

L'As. 6 deviendra le type d'une espèce que je désignerai sous le nom d'*Eurotium Amstelodami* pour rappeler que j'ai reçu cette espèce d'Amsterdam sous le nom d'Asp. *glaucus*. Elle est caractérisée par ses ascospores petites $4,7 \times 3,7$ à gouttière nette, à crêtes peu accusées, par ses thermiques, 9° — 42°,5, par ses appareils conidiens très courts, ses conidies petites, sphériques, finement échinulées, dont les dimensions moyennes oscillent entre 2,8 et 4,7.

Cette espèce est intéressante par la facilité avec laquelle elle développe en abondance ses périthèces à l'exclusion presque complète des conidies entre 30 et 40° sur carotte sucrée.

L'As. 7, récolté par M. Chevalier à Fort Lamy (Chari-Tchad) en octobre 1903, deviendrait aussi une espèce autonome sous le nom d'*Eurotium Chevalieri*. Elle est caractérisée par ses ascospores petites $4,7 \times 3,7$ pourvues d'un sillon très net bordé par deux crêtes saillantes à bords irrégulièrement sinueux, par ses thermiques de végétation compris entre 8°-9° et 42°,5. Cette espèce se rapproche toutefois de l'*E. repens* par ses conidies sphériques ou ovoïdes, verruqueuses, dont les dimensions oscillent entre 4,7 et 7,5 avec des formes plus allongées $5,6 \times 7,5$; $9,4 \times 6,6$; par son mode de végétation et notamment par la formation d'hyphes pendants, rampants, avec supports conidiens développés sur les franges; cependant elle forme facilement ses périthèces à partir de 30° jusqu'à 40°, elle rappelle à ce point de vue *E. Amstelodami*.

La deuxième série est celle dont les ascospores plus volumineuses ont toujours un sillon très accusé sur le bord lenticulaire et dont les conidies, le plus souvent ellipsoïdales, sont disposées en têtes fructifères volumineuses. Dans cette série on peut distinguer deux groupes très inégaux, l'un, dont les ascos-

spores ont les dimensions $7,5 \times 5,6$, et dont les thermiques sont ordinairement compris entre $0''$ ou $3''$ et $34''$ ou $35''$; c'est le plus nombreux; il comprend les formes *As. α*, *As. γ*, *As. ε*, *As. ζ*, *As. ι*, *As. κ*, *As. π*, *As. ρ*, *As. σ*, *As. α*, *As. ψ*, *As. ξ*. Le second groupe comprend les formes dont les ascospores sont plus volumineuses, $9,4 \times 6,6$, avec des thermiques plus réduits, $3 - 33''$ ou même à peine $30''$; il ne comprend que 3 formes parmi celles que j'ai rassemblées, *As. η*, *As. μ*, *As. ν*.

Quelles formes représentent dans cette série l'*Eurotium herbariorum*? L'examen des diagnoses fournies par les divers auteurs: de Bary, Lindau dans Rabenhorst, Schröter, Saccardo, montre que l'*E. herbariorum* serait caractérisé par des ascospores à gouttière nette et à crêtes plus ou moins saillantes; le rapport des deux diamètres est $7/5$ et le diamètre maximum correspond à $8-10 \mu$.

Si l'on examine les dimensions limites des ascospores, on s'aperçoit que les trois formes *As. η*, *As. μ* et *As. ν*, correspondent seules aux dimensions données par tous les auteurs pour l'*E. herbariorum*. En effet les dimensions, pour l'*As. η*, oscillent entre $10 \mu 5$ et $8 \mu 4$, mais la plupart des ascospores ont un diamètre moyen de $9 \mu 5$ avec une épaisseur maxima de $7 \mu 6$; pour l'*As. μ* les dimensions du plus grand diamètre présentent les valeurs suivantes $7 \mu 6$, $8 \mu 4$, $9 \mu 5$ et $10 \mu 5$, mais la plupart des spores correspondent au diamètre $8,6$ et $9,5$.

L'*Eurotium herbariorum* des anciens auteurs correspondrait donc à ces formes peu nombreuses, qui sont celles dont les thermiques sont les plus réduits.

Toutes les autres formes de la deuxième série, et ce sont les plus nombreuses, ont des ascospores dont le grand diamètre ordinairement égal à $7 \mu 5$, peut osciller entre $6 \mu 6$ et $8 \mu 5$, sans jamais dépasser cette dernière valeur. Les dimensions des ascospores de ce groupe sont donc légèrement inférieures aux limites assignées par les diagnoses pour l'*Eurotium herbariorum* et l'on pourrait être tenté de séparer ces formes spécifiquement, s'il n'existait, dans l'ensemble de la végétation, des caractères qui militent en faveur de leur maintien dans l'espèce *Eurotium herbariorum*.

Toutefois, comme les caractères tirés de la grandeur des

ascospores, joints à ceux que fournissent les thermiques de la végétation, sont assez constants, l'*Eurotium herbariorum* comprendrait deux séries, la série *major* avec *As.* η , *As.* μ , *As.* ν , et la série *minor* avec *As.* α , *As.* γ , *As.* ϵ , *As.* ι , *As.* \omicron , *As.* ψ .

En somme, toutes les formes que j'ai rassemblées seraient rangées en deux groupes formant deux grandes espèces, l'*Eurotium repens* de Bary et l'*Eurotium herbariorum* Link, déjà distinguées avec tant de netteté par de Bary et confondues depuis par certains auteurs.

Le groupe *Eurotium repens* caractérisé par des ascospores petites, à thermiques supérieurs très élevés, comprendrait trois espèces :

Eurotium repens de Bary avec *As.* β , *As.* δ , *As.* λ ; *As.* ρ ; *As.* τ , *As.* ω , *As.* φ .

E. Amstelodami nov. sp. avec *As.* θ .

E. Chevalieri nov. sp. avec *As.* γ .

Le groupe *Eurotium herbariorum* caractérisé par ses ascospores volumineuses, à gouttière toujours nette, à thermiques supérieurs ne dépassant pas 33°-34°, comprendrait deux variétés :

E. herbariorum série *major* avec *As.* η , *As.* μ , *As.* ν .

E. herbariorum série *minor* avec *As.* α , *As.* γ , *As.* ϵ , *As.* ζ , *As.* ι , *As.* \omicron , *As.* κ , *As.* π , *As.* σ , *As.* ψ , *As.* ξ .

Eurotium repens et *Eurotium herbariorum* présentent de nombreuses formes.

Celles de l'*Eurotium repens* présentent une grande constance par leurs thermiques et par la grandeur et la forme des ascospores, ces dernières ayant au niveau de leur grand diamètre une surface cylindrique sans gouttière ni crêtes.

Toutefois l'*As.* ω se distingue des formes si homogènes de ce groupe, parce que la limite supérieure de la végétation n'atteint pas 33°, tandis que chez les autres formes la limite supérieure est égale à 37°,5. C'est probablement une race particulière que nous nous bornerons à signaler; par l'ensemble de ses caractères morphologiques elle est trop semblable aux autres formes de la même espèce, pour que l'abaissement notable de la limite supérieure de la végétation nous autorise à lui attribuer un nom spécial.

Les formes de l'*Eurotium herbariorum* série *minor* sont moins homogènes au point de vue des thermiques et des caractères de leur végétation. Il existe des races différentes.

Si toutes les formes développent le pigment jaune orangé virant au violet, caractéristique de l'*E. herbariorum*, la production de ce pigment est plus ou moins abondante et chez certaines formes, *As. z*, *As. γ*, *As. z*, il apparaît assez rapidement pour colorer en violet plus ou moins foncé les cultures des milieux légèrement alcalins; ces formes constituent des races violettes à peine fixées. D'autre part, la forme *As. ξ* constitue aussi une race spéciale essentiellement conidifère, qui forme difficilement ses périthèces; cette race conidienne est caractérisée par la présence assez constante de conidies cylindriques au milieu des conidies normales; cette forme particulière des conidies qui apparaissent à toutes les températures n'a été observée que chez cette race.

Le groupe *Eurotium herbariorum* série *major*, quoique moins nombreux puisqu'il ne comprend que les formes *As. η*, *As. ν*, *As. μ*, renferme aussi une forme bien distincte. C'est l'*As. η*, caractérisé par la grande dimension de ses ascospores, par les variations considérables de la forme et du diamètre des conidies, même lorsqu'elles sont formées à l'optimum de la végétation, enfin par le développement précoce du pigment qui donne aux cultures une teinte violette caractéristique.

Bien mieux fixée que les races σ , γ , z , de la série *minor*, cette forme pourrait être séparée comme variété : *E. herbariorum* var. *violaceum*. Ses caractères sont si nets que j'en aurais constitué une espèce spéciale si je n'avais trouvé une série de formes intermédiaires entre elle et les formes banales de l'*Eurotium herbariorum*.

Comme on le voit par les descriptions qui précèdent, l'appareil conidien ne nous a pas fourni d'indications précises pour distinguer les espèces que nous avons établies. Sauf pour l'*E. Amstelodami* dont l'appareil conidien est caractérisé par des conidies petites, sphériques, de 2 μ . 5 à 4 μ . 5, toutes les autres espèces ont des conidies dont les dimensions dépassent 5 μ . Toutes les formes de ces espèces pourront, si l'on ne connaît que la forme conidienne, être désignées par le nom d'*Asper-*

gillus glaucus. Si l'on veut aller plus loin, il suffira de cultiver la forme que l'on a rencontrée sur carotte sucrée, la culture permettra d'obtenir rapidement et à coup sûr les périthèces dont les ascospores permettent de faire l'identification et de fixer la place de l'échantillon observé dans la série spécifique.

Mélange de formes différentes dans les cultures. — Les recherches présentes ont exigé un grand nombre de semis, car chaque forme a été semée vingt ou trente fois en moyenne. Au cours de ces semis, au nombre de plus de 700, il s'est produit parfois des mélanges, mais les caractères tirés des thermiques de la végétation, de la grandeur et de la forme des ascospores, de l'aspect des cultures, sont si nets et si constants qu'il a toujours été facile de reconnaître ces mélanges et d'éviter les confusions qu'ils auraient pu amener. La relation de ces accidents n'offrirait aucun intérêt, mais l'un d'eux cependant est digne d'être signalé. Il s'agit de la forme γ , l'une des premières étudiées. Au moment de la mensuration des ascospores, cette forme m'avait donné les dimensions $4 \mu 7 \times 3 \mu 7$, $5 \mu 1 \times 3 \mu 7$ correspondant à l'*Eurotium repens*; mais par sa limite supérieure n'atteignant pas 33° , par la facilité avec laquelle elle développe le pigment violet cette forme se classait comme un *Eurotium herbariorum*. Intrigué par cette anomalie qui menaçait d'amener une confusion, j'examinai avec soin les dernières cultures de l'Ax. γ et j'y découvris des ascospores des deux dimensions, les unes $4,7 \times 3,7$ primitivement mesurées et les autres $7,5 \times 5,6$. Comme je n'avais pas observé de forme capable de former des ascospores aussi différentes, je pensai qu'il y avait un mélange de deux espèces, *E. repens* et *E. herbariorum*, et je réalisai de nouveaux semis à 36° . Si la forme en litige était homogène, sa limite supérieure étant $32^\circ,5$, sa culture devait être stérile; dans le cas d'un mélange avec *Eurotium repens* dont la limite est ordinairement $37^\circ,5$, je devais obtenir une culture plus ou moins active. C'est ce dernier cas qui s'est présenté et les ascospores produites en grand nombre avaient toutes le diamètre $4,7 \times 3,7$.

Examen des échantillons de l'Herbier du Muséum. — Les échantillons assez nombreux renfermés dans l'Herbier du

Muséum ont été empoisonnés, sauf les formes *As. φ* et *As. ζ*; ils n'ont donc pu servir à augmenter le nombre des formes que j'ai pu comparer. La présence des ascospores a toutefois permis d'identifier les échantillons aux espèces que j'ai distinguées.

1° Échantillon de la Baie Orange (Terre de Feu) 1883. *Ad folia Mayteni magellanici*.

Ascospores sans crêtes apparentes : $4,7$ et $5,6 \times 3,7$.

C'est un *Eurotium repens*.

2° Échantillons de l'Herbier Roussel : a) sur peau de gant : $5,6 \times 4,6$; $4,6 \times 3,7$.

b) Sur feuille indéterminée : $4,7 \times 3,7$; $3,7 \times 3,2$.

Ce sont des formes de l'*Eurotium repens*.

3° Échantillon récolté par le Dr Léveillé (voyage dans la Russie méridionale et la Crimée) donné par le Prince Demidoff.

Ascospores à gouttière et crêtes non apparentes : $5,3 \times 3,9$.

C'est l'*Eurotium repens*.

4° Échantillon des Féroë. — Ascospores à gouttière nette : $8,1 \times 5,6$; $8,4 \times 6,2$.

C'est l'*Eurotium herbariorum* série *minor*.

5° Échantillon provenant de la *Flora exsiccata austro-hungarica* (Austria inferior, in lichenibus corticolis Vindobonæ locis humidis asservatis, Eggerth). — Ascospores à gouttière nette : $7,5 \times 5,6$.

C'est l'*E. herbariorum* série *minor*.

6° Collection de Drège. Échantillon sur feuilles d'*Halleria lucida* développé au moment de la préparation (Cap de Bonne-Espérance). — Ascospores à gouttière nette : $7,5 \times 5,6$.

C'est l'*Eurotium herbariorum* série *minor*.

7° Collection Desmazières, 1863, n° 8. Échantillon sur une écorce (Habitat partibus vegetabilium putrescentibus siccioribus frequens, in herbario Libert).

Ascospores à gouttière nette : $8,5 \times 5,6$; $9,4 \times 6,6$.

C'est l'*Eurotium herbariorum* série *major*.

Ces exemples suffisent pour démontrer que si la détermination spécifique est impossible avec l'appareil conidien seul, elle devient rapide et facile avec l'appareil ascospore.

CONCLUSIONS

Nous pouvons maintenant, sous forme de conclusions, caractériser les espèces confondues par certains auteurs sous le nom d'*Aspergillus glaucus*.

1° Forme à conidies petites, n'appartenant pas à l'*Aspergillus glaucus*.

Eurotium Amstelodami nov. sp.

Mycélium blanc formant des gazons ras un peu floconneux

sur les bords, se couvrant d'appareils conidiens petits, serrés, vert cendré, puis vert glauque et enfin vert-olive. Dans le gazon sous-jacent aux appareils conidiens sont nichés les périthèces nombreux, petits, jaune-soufre.

CARACTÉRISTIQUES. — *Limites de la végétation* 9°-42°5, optimum 30°-34° [sur carotte avec 10 p. 100 glycérine et 20 p. 100 sucre].

Conidies sphériques vertes finement échinulées; diamètre

2 μ . 8 à 4 μ . 7 (20°). *Ascospores* lenticulaires hyalines, lisses, à gouttière nette; dimensions 4 μ . 7 \times 3 μ . 7 (fig. 11).

REMARQUES. — Cette espèce a été adressée à M. le Dr Bornet par le Laboratoire de l'Association internationale des Botanistes à Amsterdam, sous le nom d'*As. glaucus*. Elle ne peut en

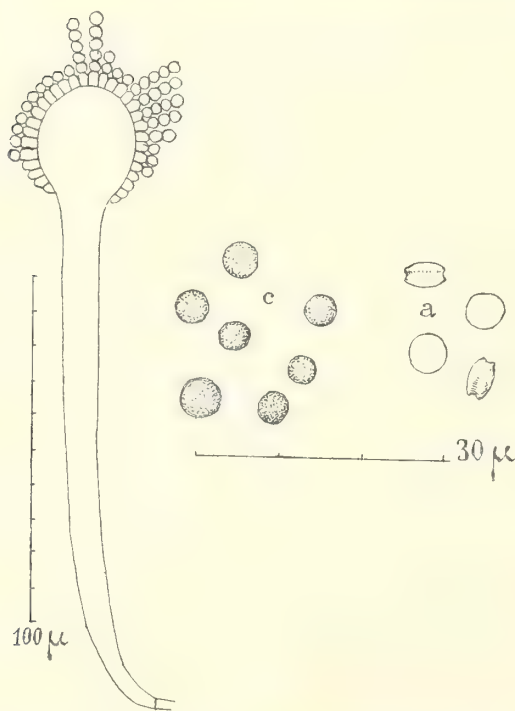


Fig. 11: — *Eurotium Amstelodami*. Port à gauche; c, conidies récoltées à 30°; a, ascospores.

aucun cas être confondue avec la forme conidienne désignée sous ce nom à cause de la petitesse de ses conidies.

Cultivée sur carotte sucrée, elle développe ses conidies en abondance à partir de 9° et jusqu'à 15° ou 20° les périthèces sont rares; à partir de 25° l'inverse a lieu et les périthèces se développent presque exclusivement jusqu'à 40°. Le substratum est couvert d'un gazon jaune, farci de périthèces (jus de carottes sucré et glycérine ou fragments de carottes sucrés).

Les conidies présentent, avec la température, les variations suivantes :

Température de 44-42°. — Conidies sphériques très finement échinulées; diamètres : 3 μ 7; 4 μ 7; 5 μ 6.

Température de 18-20°, 2 μ 8; 4 μ 7; 5 μ 6 \times 4 μ 7; 4 μ 7 \times 3 μ 7.

Température de 10°. — Les conidies, échinulées, deviennent parfois elliptiques; diamètres : 3,7; 4,7; 5,6; 6,6; 3,6 \times 3,7; 7,5 \times 5,6; 7,5 \times 4,7.

Les cultures sur milieux différents de la carotte sucrée, salsifis, pomme de terre, décoction de topinambour, jus de haricot donnent des gazons d'aspects variés : blancs, gris avec des appareils conidiens très petits et les périthèces sont rares.

2° Formes ayant un appareil conidien rappelant l'*Aspergillus glaucus*.

Eurotium Chevalieri nov. sp.

Mycélium blanc formant un gazon floconneux, souvent rampant avec franges développées sur les bords de la culture; appareil conidien couvrant le gazon ou développé sur les franges, vert cendré, vert glauque et vert-olive; périthèces développés dans le gazon sous-jacent très abondants à partir de 25°, plus rares au-dessous (cultures sur carotte sucrée et glycérinée).

CARACTÉRISTIQUES. — *Limites de la végétation* + 9° à 43°. *Conidies* sphériques ou ovoïdes verruqueuses (dimensions moyennes, 5,6-7,5 (33°). *Ascospores* lenticulaires à gouttière nette, à crêtes très accusées affectant, vues de profil, la forme d'une poulie à faces bombées; 4,7 \times 3,7 (fig. 12).

REMARQUES. — Cette espèce, récoltée par M. Chevalier à Fort-Lamy (Chari-Tchad) en octobre 1903, présente par son

mode de végétation, par son appareil conidien, de grandes affinités avec l'*Eurotium repens*; elle s'en distingue par la forme des ascospores, par les limites de sa végétation; il est vraisemblable que cette espèce dérive de l'*E. repens* et les caractères différentiels qu'elle possède ont été acquis à la suite d'une adaptation dans les régions chaudes et humides.

Si les dimensions des conidies sont en moyenne de 5 μ 6 à 7 μ 5 pour les températures comprises entre 25 et 30°, ces spores peuvent présenter des variations assez considérables, comme le montrent les chiffres suivants :

***Aspergillus Chevalieri* nov. sp.**

Conidies développées dans les cultures sur carotte sucrée, avec leurs dimensions exprimées en μ . (Les caractères gras indiquent les formes les plus fréquentes.)

Température : 14°		Température : 35°-37°.	
Conidies sphériques ou ovoïdes fortement verruqueuses.		Conidies sphériques ou ovoïdes lisses ou très finement verruqueuses.	
4,7	9,4	3,7	6,6 \times 5,6
5,6	9,4 \times 6,6	4,7	7,5 \times 8,4
6,6	9,4 \times 7,5	5,6	9,4 \times 8,4
7,5	10,3 \times 8,4		
8,4			

Lorsque l'*E. Chevalieri* est cultivé sur des milieux pauvres en sucre, notamment sur pomme de terre, il fournit des cultures d'un aspect très différent; le gazon fructifié, parfois un peu vert au début, ne tarde pas à prendre une couleur fauve pâle qui ne rappelle en rien l'aspect de l'*Aspergillus glaucus*. Si l'on n'était pas prévenu par des semis alternants sur carotte et sur pomme de terre, on pourrait croire à l'existence d'une espèce particulière.

Eurotium repens de Bary.

Mycélium blanc se couvrant rapidement d'appareils conidiens et formant des gazons souvent ras, vert cendré, vert glauque, vert-olive et enfin vert brunâtre sale.

Pendant la période de végétation la culture sur carotte sucrée est floconneuse sur les bords et présente des franges de filaments mycéliens qui se couvrent de fructifications; c'est la forme *repens* caractéristique.

CARACTÉRISTIQUES. — En culture sur carotte sucrée les formes de l'*E. repens* ont les limites de végétation 0 ou 3° et 31°5 avec optimum 23-25°. Les appareils conidiens forment toujours de petites têtes fructifères (environ 2/10 de millim. de diamètre). Les conidies, ordinairement sphériques, ont 4 μ . 7 à 7 μ . 6. Les ascospores de forme lenticulaire présentent un bord épais sans crêtes et sans gouttière, leurs dimensions sont 4,7 \times 3,7 (fig. 12).

REMARQUES. — Lorsque le substratum est pauvre (sur la pomme de terre) les formes de cette espèce constituent des gazons très ras gris verdâtre, gris brun ou gris souris avec taches jaune-soufre formées par le mycélium. Les périthèces se développent très faiblement dans ces cultures pauvres.

Lorsque le substratum est riche en sucre (jus de haricot ou de carotte à 20 p. 100

de sucre et à 10 p. 100 de glycérine) le mycélium, d'un blanc de neige d'abord, forme des plages d'un beau jaune avec un très grand nombre de périthèces (As. β , As. δ , As. λ). Les formes de l'*E. repens* produisent à peine le pigment jaune orangé vibrant au violet caractéristique de l'*E. herbariarum*; As. ω cependant se distingue par la formation plus grande de ce pigment.

Les formes de cette espèce que j'ai récoltées sont au nombre de six : As. β , As. δ , As. γ , As. τ , As. ϕ et As. ω . Elles constituent un groupe très homogène, cependant As. ω se distingue par la limite supérieure de la végétation ne dépassant pas 33° et par la production assez abondante du pigment violet ou rouge orangé : on pourrait la considérer comme une race spéciale.

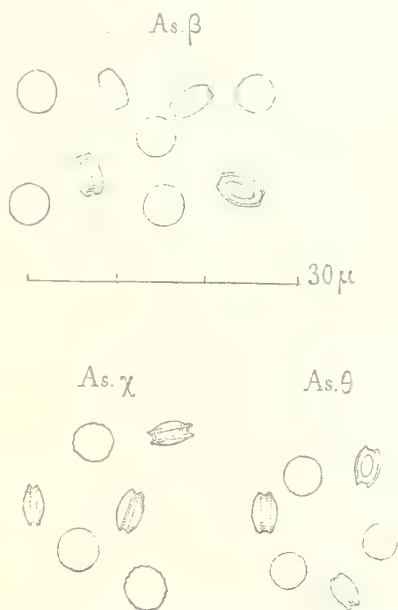


Fig. 12. — Comparaison des ascospores
Eurotium Amstelodami, nov. sp. (As. θ);
Eurotium Chevalieri, nov. sp. (As. χ);
Eurotium repens de Bary (As. β).

Si la taille des conidies est le plus souvent comprise entre 4,7 ou 5,6 et 7,5 et 8,4, on observe toutefois des variations assez considérables de forme et de grandeur. Je crois utile de citer quelques exemples :

E. repens.

Culture sur carotte sucrée. Dimensions des conidies exprimées en μ . Les chiffres en caractères gras indiquent les dimensions les plus souvent représentées.

Forme τ .

60° Conidies rondes, rarement elliptiques ou ovoïdes, finement échinées.		220° Conidies très faiblement échinulées.		370,5° Conidies lisses moins régulièrement sphériques.	
4,7	9,4	4,7		5,6	10,30
5,6	11,0	5,6		6,6	8,4 \times 5,6
6,6	12,0	5,6 \times 6,6		7,5	9,4 \times 7,5
7,5	11 \times 9,4			8,4	13,1 \times 5,6
8,4					

Forme δ .

10° Conidies sphériques ou ovoïdes échinées.		30° Conidies sphériques échinulées.	
6,6	9,4	4,7	8,4
5,6	11,2	5,6	9,4 \times 8,4
4,7	10,3	6,6	
8,4	11,2 \times 9,4	7,5	
	9,4 \times 8,4		

C'est à l'*Eurotium repens* de Bary qu'il faut rapporter l'*E. coriorum* Wallr., la dimension des ascospores se rapportant assez exactement aux dimensions caractéristiques de l'*E. repens*; d'ailleurs ce rapprochement avait été indiqué dans le *Sylloge fungorum*... « Vix ab. *E. repente* de Bary diversum (*Michelia*) ».

Quant à la forme conidienne désignée sous le nom d'*A. repens* (Corda) Sacc., de Bary (1) avait déjà montré que son *Eurotium repens* n'avait rien de commun, à l'état conidien, avec *A. repens* Corda. Les données numériques que nous avons fournies plus haut montrent qu'on ne saurait distinguer pour l'*Eurotium repens* une forme conidienne différente de celle de l'*Aspergillus glaucus*. Si l'on voulait entrer dans cette voie, le nombre des formes conidiennes qu'on pourrait établir dans le groupe de *A. glaucus* deviendrait supérieur au nombre des formes existantes puisque chacune de celles-ci présente dans les milieux différents des variations considérables.

(1) De Bary, Ueber die Entwicklung und den Zusammenhang von *Aspergillus glaucus* und *Eurotium herbariorum* (*Bot. Zeit.*, 1854, p. 425).

Eurotium herbariorum Link.

Mycélium blanc, puis jaune et jaune orangé ou rouge orangé (cultures sur carotte sucrée), développant ses supports conidiens à têtes fructifères grosses (6 dixièmes de millimètre), vert cendré, vert glauque, vert-olive se transformant avec l'âge en une teinte vert brunâtre sale. Apparition de nombreux périthèces jaune-soufre relativement volumineux.

CARACTÉRISTIQUES. — *Les limites de la végétation plus étroites que pour les espèces précédentes : E. Amstelodami, E. Cheralieri, E. repens, sont comprises entre 40° et 36°; f. π et f. ξ le plus souvent 0 ou 3° et 33° plus rarement 5° et 29°; f. ϵ , ζ , σ , α , ψ avec un optimum variant de 20° à 25°.*

Les appareils conidiens à têtes fructifères grosses (5 à 6 dixièmes de millimètre), ont des conidies le plus souvent ovoïdes ou ellipsoïdales; ces dernières, quand elles sont sphériques, oscillent entre les limites $6,6 \times 8,4$; ellipsoïdales ou ovoïdales, elles oscillent entre $6,6 \times 9,4$; $7,5 \times 9,4$; $6,6 \times 11,2$; $7,5 \times 9,4$.

Les périthèces renferment des ascospores lenticulaires présentant sur leur grand diamètre une gouttière toujours très nette bordée par deux crêtes saillantes aiguës ou arrondies. Elles correspondent par leurs dimensions à deux séries : la série major $9,4 \times 6,6$, et la série minor $7,5 \times 5,8$ (fig. 13).

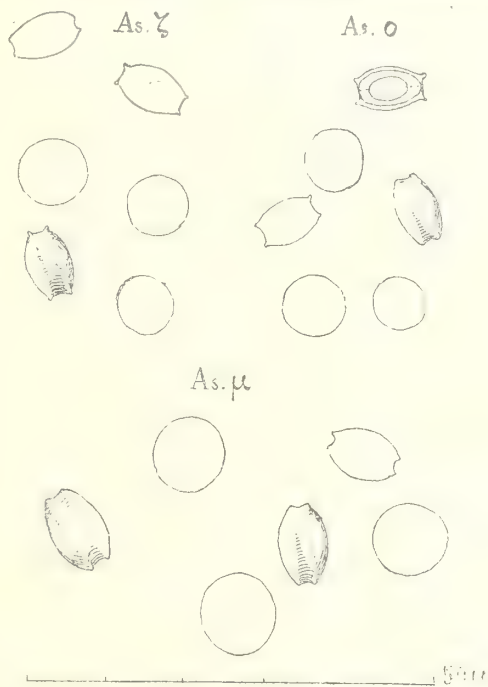


Fig. 13. — Comparaison des ascospores chez l'*Eurotium herbariorum* Link. As. μ série major; As. ζ , As. σ série minor.

Toutes les formes de ces deux séries développent sur le mycélium un pigment jaune orangé virant au violet par les alcalis.

C'est à l'*Euotium herbariorum* ainsi défini qu'il faut rapporter l'*E. epixylon* Kunze et Schum.

REMARQUES. — La dimension des ascospores nous autorise à faire dans l'espèce *E. herbariorum* deux séries, la série *minor* avec des ascospores dont les dimensions variables sont les suivantes $8,4 \times 6,4$; 8×6 ; $7,6 \times 5,8$; $7,3 \times 5,6$; $6,6 \times 5,6$ dont la moyenne est $7,5 \times 5,8$ cette série renferme une dizaine de formes; la série *major* avec des ascospores dont les dimensions $9,8 \times 7,5$; $9,2 \times 6,6$; $8,4 \times 6,6$ donnent une moyenne $9,2 \times 6,9$. Cette série ne renferme que 3 des formes que j'ai rassemblées.

Moins homogène que l'*E. repens*, l'*Euotium herbariorum* avec ses deux séries présente un caractère constant dans la forme de ses ascospores et leur taille ainsi que par l'apparition du pigment jaune orangé virant au violet, qui donne au gazon mycélien des cultures sur carotte sucrée ou des cultures en milieu liquide sucré une couleur jaune ou rouge orangé particulière.

Dans les cultures sur pomme de terre le développement de ce pigment est caractéristique. Chez une forme *As. z* le pigment violet apparaît, à 23°, le deuxième ou le troisième jour de la culture et les gazons stériles développés par cette forme prennent une couleur violet foncé qui devient presque noire au bout de huit jours, en même temps que le substratum devient noir; avec les formes *As. α*, *As. z* de la série *minor* l'apparition de ce pigment est bien plus tardive mais constante et le mycélium demeure longtemps blanc. Il en est de même pour *As. γ* qui montre un retard bien plus considérable dans l'apparition du pigment violet. Toutes les autres formes commencent par donner des gazons gris couverts d'appareils conidiens très petits; c'est seulement au bout de plusieurs semaines ou de plusieurs mois que le pigment violet révèle sa présence. En tout cas dans ces cultures sur pomme de terre on n'observe pas la teinte jaune si fréquente des diverses formes de l'*Euotium repens*.

Les appareils conidiens présentent des variations plus grandes encore que celles qu'auraient montrées ceux de l'*E. repens*. Je n'indiquerai que les modifications des conidies, en prenant quelques exemples.

Eurotium herbariorum Link.
(Série *major*.)

As. η .

Cultures sur carotte sucrée, les dimensions des conidies sont exprimées en μ .

10°-12°. Conidies fortement verruqueuses.		21°-22°. Conidies verruqueuses.		31° Conidies verruqueuses.	
6,6	8,4 \times 15,0	7,5	11,2 \times 8,4	7,5	8,4 \times 12,2
9,4	9,4 \times 11,2	9,4	12,2 \times 8,4	8,4	8,4 \times 15,0
7,5	9,4 \times 13,1	10,3	12,2 \times 7,5	11,2	10,3 \times 16,9
10,3	9,4 \times 15,9	10,3 \times 7,5		6,6 \times 16,9	9,4 \times 16,9
7,5 + 15,9	10,3 \times 11,2			7,5 \times 12,2	6,6 \times 16,9
	11,2 \times 14,0			7,5 \times 13,0	
	12,2 \times 13,1				

As. ε . (Série *minor*.)

8-10°. Conidies ellipsoïdales couvertes de fortes nervures espacées.		23°. Conidies ellipsoïdales parfois sphériques.	
9,4 \times 6,6	11,2 \times 9,4	7,5	10,3 \times 7,5
10,3 \times 8,4	13,1 \times 8,4	9,4	11,2 \times 9,4
10,3 \times 13,1	14,0 \times 9,4	7,5 \times 9,4	
12,2 \times 9,4			

As. ν . (Série *major*.)

10°-12°.		16°-17°.		30°.	
4,7 \times 7,5	5,6 \times 12,2				
6,6 \times 8,4	7,5 \times 10,3	5,6	7,5 \times 9,3	5,6	6,6 \times 9,4
6,6 \times 9,4	7,5 \times 12,2	7,5	7,5 \times 10,3	6,6	
6,6 \times 10,3	8,4 \times 11,2	8,4		7,5 \times 9,4	

As. σ . (Série *minor*.)

10°.		23°.	
6,6 \times 15,0	8,4 \times 14	5,2	7,5 \times 9,4
7,5 \times 12,2	8,4 \times 15	7,5	9,4 \times 11,2
7,5 \times 11,2	9,4 \times 13	6,6 \times 9,4	9,4 \times 10,3
8,4 \times 11,2		6,6 \times 11,2	

Ces indications numériques suffisent je crois, pour montrer l'impossibilité de trouver dans l'appareil conidien des indications suffisamment nettes au point de vue de la spécification.

Chacune des deux séries de l'*E. herbariorum* présente des formes intéressantes. Dans la série *minor* nous pouvons distinguer une race violette renfermant des formes qui développent

assez rapidement le pigment violet lorsqu'elles sont cultivées dans un milieu peu nutritif, neutre ou à peine alcalin : *As.* α , *As.* γ et *As.* α , appartiennent à cette race. Il n'y a pas lieu toutefois de leur donner un nom spécial.

D'autre part, l'*As.* ξ est le type d'une race très conidifère carac-

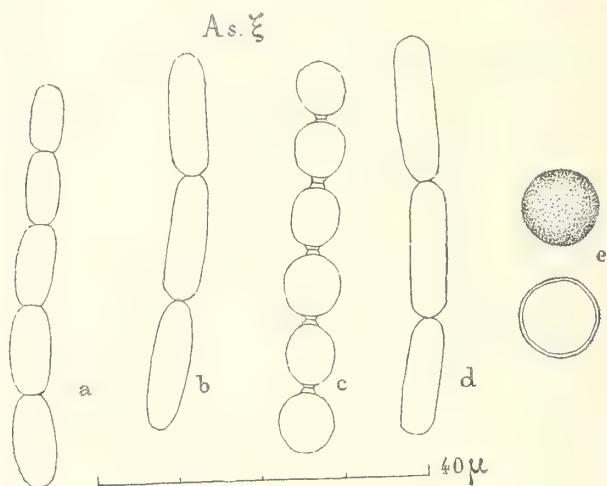


Fig. 14. — *Eurotium herbariorum*, série *minor*. Race conidifère (forme ξ) présentant des conidies cylindriques mélangées aux conidies sphériques.

térisée par la formation de conidies presque cylindriques qui apparaissent aux températures les plus variées et dans les mêmes têtes fructifères qui portent des conidies sphériques (fig. 14). Voici quelques chiffres concernant cette race.

As. ξ .

Dimensions des conidies exprimées en μ .

21°.		31°.	
5,6	3,7 × 7,3	5,6	7,5 × 14,0
6,6	4,2 × 9,4	6,6	4,0 × 7,5
7,5	3,7 × 13,1	7,5	3,7 × 11,2
	3,7 × 15,0	8,4	2,8 × 11,2
		9,4	

Dans la série *major* nous devons distinguer une variété violette qui se distingue des autres formes du même groupe, d'une part, à cause de la forme très irrégulière de ses conidies qui sont sphériques ou ovoïdes très verruqueuses, tandis que les

autres formes de la même série ont des conidies ellipsoïdales. Cette variété est caractérisée en outre par le développement très rapide et abondant du pigment violet. Je désignerai cette variété par le nom *E. herb. variété violaceum*.

Voici sa caractéristique : mycélium blanc devenant rapidement violet foncé ou orangé, puis violet noir ; conidies très volumineuses sphériques ou ovoïdes, très verruqueuses atteignant jusqu'à 15 à 18 μ ; ascospores volumineuses à gouttière nette, à crêtes saillantes 9,4 \times 6,6 (fig. 15).

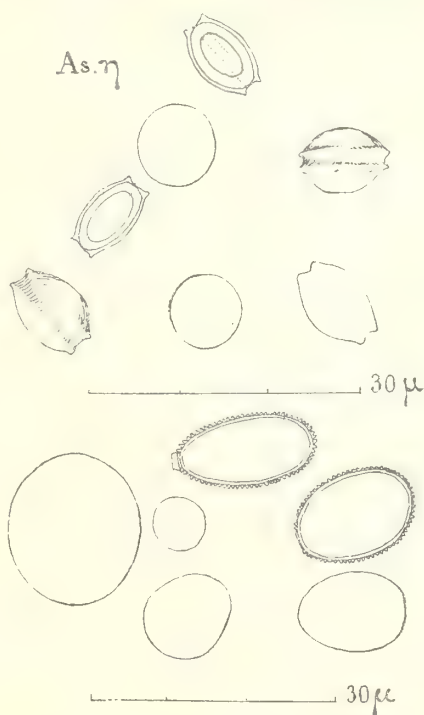


Fig. 15. — *Eurotium herbariorum*, série major, var. violaceum. En haut, les ascospores ; en bas, les conidies mesurées à 23°.

Nous pouvons résumer en un tableau le groupement des formes qui étaient confondues sous le nom d'*Aspergillus glaucus* (1).

- I. Conidies petites, sphériques, 2,5 à 4,5 μ , ne rentrant pas dans le groupe *Aspergillus glaucus*. Ascospores petites, à gouttières nettes, 4,7 \times 3,7..... *Eurotium Amstelodami*, nov. sp.
- II. Conidies ayant un diamètre supérieur à 5 μ , rondes, ovoïdes ou ellipsoïdales ; c'est la forme *Aspergillus glaucus*.
 - a. Ascospores petites, 4,7 \times 3,7.

(1) Je n'ai pas rencontré l'*Eurotium medium* de Meissner, et, en l'absence d'échantillons authentiques, il n'est pas possible de le comparer aux formes que j'ai cultivées. Toutefois le caractère tiré des conidies intermédiaires par leurs dimensions entre *E. repens* et *E. herbariorum* est sans valeur en raison des grandes variations de ces dernières. Par ses autres caractères cette espèce se rapprocherait de l'*E. herbariorum* et pourrait prendre place dans la série major si les dimensions des ascospores, 12 μ , dimensions considérables que je n'ai pas rencontrées, ne permettaient d'en faire une espèce, *E. maximum*, voisine de l'*E. herbariorum*.

1. Ascospores à gouttière nette, à crêtes sail-
lantes *E. Chevalieri*, nov. sp.
2. Ascospores sans gouttière, sans crêtes sail-
lantes *E. repens* de Bary.
- b. Ascospores grandes, à gouttière nette, avec crêtes
saillantes *E. herbariorum* Lmk.
 - α. Série *minor*, ascospores $7,5 \times 5,6$. Cette série renferme une race
violette et une race conidifère.
 - β. Série *major*, ascospores $9,4 \times 6,6$; conidies très variables de forme,
E. herbariorum, var. *violaceum*, mycélium ordinairement violet foncé;
cette variété est toujours reconnaissable à la rapidité avec laquelle
le pigment violet se développe sur le mycélium.

Il résulte de ce tableau qu'en dehors de l'*E. Amstelodami* facile à distinguer par ses conidies petites, les autres formes rentrent dans la série des *Aspergillus* à grandes spores qui devront être réunis et maintenus sous le nom d'*Aspergillus glaucus*; mais cette série renferme aussi *Aspergillus Oryzæ* et *Aspergillus flavus*, comment peut-on distinguer les formes conidiennes de ces espèces?

En dehors des différences bien connues dans l'allure des cul-
tures, les dimensions des conidies sont généralement plus
faibles que pour les formes d'*Aspergillus glaucus*.

Pour *Aspergillus Oryzæ* elles sont comprises entre $5 \mu, 6$ et $7 \mu, 5$
ou $8 \mu, 4$; pour *As. flavus* $4 \mu, 7$ et $6 \mu, 6$.

Les deux tableaux suivants donnent une idée des variations
faibles que l'appareil conidien éprouve à diverses températures.

Aspergillus Oryzæ.

Cultivé sur Carotte sucrée à 10 p. 100 de glycérine et à 20 p. 100 de sucre.
Conidies le plus souvent sphériques, plus ou moins verruqueuses (Diamètre
exprimé en μ .)

13°-15°.		21°-22°.		31°-32°		42°	
5,6	9,4	3,7	6,6	3,7	6,6	4,7	8,4
6,6	$9,4 \times 11,5$	4,7	7,5	4,7	7,5	5,6	9,4
7,5	$4,7 \times 12,2$	5,6	8,4	5,6		6,6	$5,4 \times 10,3$
8,4						7,5	

Aspergillus flavus.

Cultivé sur Carotte sucrée à 10 p. 100 de glycérine et 20 p. 100 de sucre. Coni-
dies sphériques plus ou moins verruqueuses. (Diamètre exprimé en μ .)

13°-15°.		21°-22°.		31°-32°.		41°-42°.	
4,7	$7,5 \times 8,4$	4,7		3,7	6,6	4,7	7,5
5,6	$5,6 \times 7,5$	5,6		4,7	7,5	5,6	
6,6	$7,5 \times 3,7$	6,6		5,6		6,6	
7,5							

En comparant ces données à celles que nous avons fournies plus haut on peut s'assurer que la dimension seule des conidies rendra toujours difficile la détermination si l'on n'a pas les caractères fournis par l'aspect des cultures. S'il n'est pas possible de réaliser des cultures, cette détermination *demeurera toujours incertaine*.

Mais si l'on peut réaliser des cultures sur carotte sucrée, l'apparition constante des périthèces avec les espèces de la forme conidienne *Aspergillus glaucus* permettra de décider à coup sûr la forme spécifique correspondante. La comparaison avec *Aspergillus Oryzæ* et *As. flavus* deviendra facile puisque ces deux espèces ont des limites de végétation très étendues, 9° et 45° et que les deux formes conidiennes, placées dans les mêmes conditions, ne développent pas de périthèces.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Recherches sur la respiration des organes végétatifs des plantes vasculaires, par G. NICOLAS.....	1
Recherches comparatives sur la structure des Fougères fossiles et vivantes, par F. PELOURDE.....	115
Remarques sur les Dipsacacées, par PH. VAN TIEGHEM.....	118
Recherches sur la structure et le développement des Burséracées. — Application à la Systématique, par A. GUILLAUMIN.....	201
Qu'est-ce que l' <i>Aspergillus glaucus</i> ? Étude critique et expérimentale des formes groupées sous ce nom, par L. MANGIN.....	303

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

Figures dans le texte 1 à 32. — Structure des Fougères.
Figures dans le texte 1 à 62. — Structure des Burséracées.
Figures dans le texte 1 à 15. — Formes de l' <i>Aspergillus glaucus</i> .

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

GUILLAUMIN (A.). — Recherches sur la structure et le développement des Burséracées.....	201
MANGIN (L.). — Qu'est-ce que l' <i>Aspergillus glaucus</i> ? — Étude critique et expérimentale des formes groupées sous ce nom.....	303
NICOLAS (G.). — Recherches sur la respiration des organes végétatifs des plantes vasculaires.....	1
PELOURDE (F.). — Recherches comparatives sur la structure des Fougères fossiles et vivantes.....	113
TIEGHEM (PH. VAN). — Remarques sur les Dipsacacées.....	148

26 JAN. 1910

